МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АЭРОКОСМИЧЕСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ АКАДЕМИКА С. П. КОРОЛЕВА
(НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ)

КАФЕДРА ЭКОЛОГИИ И БЕЗОПАСНОСТИ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Э. Д. Владимирова

ИНФОРМАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ (МЕТОДОЛОГИЯ И ИССЛЕДОВАНИЕ)

монография

Самара
2014

УДК 591.5:599.742 + 59.002
ББК 28.6
В 57

Рецензенты:
чл.-корр. РАН, д.б.н. Э. В. Ивантер (Петрозаводский госуниверситет),
д.б.н. Н. М. Гордиюк (Башкирский заповедник),
д.б.н. М.Г. Дворников (ВНИИОЗ им. Б.М. Житкова, г. Киров)

Владимирова Э. Д. Информационные аспекты взаимодействий хищных млекопитающих со средой обитания (методология и исследование): монография. – Самара: Изд-во СамНЦ РАН, 2014. – 588 с.

ISBN 978-5-93424-712-7

Монография посвящена вопросам экологии куницы лесной, лисицы обыкновенной, ласки и горностая. Эколого-этологические приспособления животных модельных видов изучали методом зимних троплений. Особенность работы заключается в первоочередном внимании к информации, содержащейся в среде обитания и доступной животным. Выявлены предпочитаемые местообитания, раскрыты способы снижения межвидовой конкуренции, исследован ряд процессов, сопровождающих выживание диких зверей в антропогенных условиях. Приведены фактические данные полевых исследований, предложены новые способы их обработки и осмысления. Формализована техника соотнесения моторных паттернов особей с объектами внешней среды, инициировавшими тот или иной поведенческий «ответ».

В книгу включены сведения по зоопсихологии, биологической кибернетике и зоосемиотике. Такого рода материалы позволяют проводить сравнения приспособительных механизмов животных, а также решать практические задачи экологического мониторинга. Монография рассчитана на специалистов-экологов, но может быть интересной широкому кругу любителей живой природы.

Печатается по решению редакционно-издательского совета Самарского научного центра Российской академии наук.

ISBN 978-5-93424-712-7

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ

Книга предназначена для читателей, увлеченных тайнами живой природы. В ней рассматриваются вопросы экологии и поведения широко распространенных видов хищных млекопитающих, обитающих в Средней полосе России. Предметом исследования являются феномены, характеризующие приспособление животных к внешней среде.

В первой главе книги изложены теоретические постулаты, на которых построено эмпирическое исследование. Дается оценка библиографических источников, существенных для обоснования методологических принципов работы. Вторая и последующие главы базируются на материалах, полученных в природных условиях. Полевые исследования и теоретические обобщения, проведенные на их основе, были выполнены автором в период с 1993 по 2014 годы. Часть материалов была любезно предоставлена для научных целей д. б. н. Д. П. Мозговым, с моим участием в их обработке. (Имеются в виду материалы по этологической экологии животных, содержащиеся в статьях, написанных в соавторстве с Д. П. Мозговым). Основные методологические основания исследовательской работы изложены в книге дважды: кратко – во введении, и в первой главе – с подробностями. Читателям, таким образом, предоставляется возможность собственного выбора способа прочтения.

Эта книга появилась на свет благодаря содействию многих людей. Я выражаю глубокую благодарность своим родителям – к. б. н. О. А. Мозговой и д. б. н. Д. П. Мозговому, исследователям-натуралистам, педагогам высшей школы, проработавшим по сорок лет на биологическом факультете Самарского госуниверситета. Большое им спасибо – за искреннюю поддержку и укрепление веры в успех, а также за неоднократные научные и практические консультации и всестороннюю помощь в организации работы.

Проблемы, поднятые в этой книге, обсуждались с чл.-к. РАН, д. б. н. Г. С. Розенбергом (ИЭВБ РАН, г. Тольятти) и чл.-к. РАН, д. б. н. Э. В. Ивантером (ПетрГУ, г. Петрозаводск), д. т. н. В. В. Морозовым (СГАУ, г. Самара), д. б. н. А. А. Никольским (РУДН, г. Москва), д. г. н. Н. Н. Дроздовым (МГУ, г. Москва). Эти ученые высказали ряд ценных замечаний по работе и оказали своевременную поддержку своими советами и благожелательным вниманием.

Вспоминаю добрым словом д. б. н. Г. П. Краснощекова (ТГУ, г. Тольятти), прочитавшего часть рукописи и тактично указавшего на ее достоинства и недочеты. С удовольствием говорю «спасибо» д. б. н. В. Г. Монахову (ИЭРиЖ УрО РАН, г. Екатеринбург), позитивная критика которого способствовала продолжению исследований. Выражаю искреннюю благодарность д. б. н. М. М. Серых (СГСХА, г. Кинель), д. б. н. В. И. Машкину и д. б. н. М. Г. Дворникову (ВНИИОЗ, г. Киров), д. б. н. Н. М. Гордиюку (Башкирский заповедник), д. б. н. С. В. Пучковскому (УдГУ, г. Ижевск), д. б. н. Н. В. Прохоровой (СамГУ, г.

Самара), к. б. н. Н. С. Ильиной (ПГСГА, г. Самара), к. б. н. О. Ю. Орлову (ИППИ РАН, г. Москва), к. б. н. Ю. А. Яровенко (ИПЭГТ, г. Махачкала), д. ф.-м. н. Е. Я. Когану (СГАУ, г. Самара), а также выпускникам Самарского госуниверситета Александру Шабалину и Татьяне Шуйской.

Высказываю глубокую благодарность с чувством искренней признательности профессорам биофака МГУ д. б. н. А. С. Северцову, д. ф.-м. н. Г. Ю. Ризниченко, д. б. н. З. А. Зориной, д. б. н. И. И. Полетаевой, д. б. н. В. В. Шульговскому. Благодарна за помощь и поддержку чл.-к. РАН д. б. н. Е. Я. Фрисману (ИКАРП ДВО РАН, г. Биробиджан), д. г. н. Ю. Г. Пузаченко (ИПЭЭ РАН, г. Москва), д. б. н. А. С. Комарову (ИФХиБПП РАН, г. Пущино), к. ф.-м. н., д. б. н. Н. Н. Семеновой (ГНУ ВИЗИР Россельхозакадемии, г. Санкт-Петербург), д. ф.-м. н. Д. О. Логофету (ИФА РАН, г. Москва), д. т. н. В. А. Твердохлебову (ИПТМУ РАН, Саратов), д. б. н. В. К. Шитикову и к. б. н. Ю. К. Рощевскому (ИЭВБ РАН, г. Тольятти), а также к. ф.-м. н. В. В. Севостьяновой и к. ф.-м. н. Е. А. Савинову (СамГУ, г. Самара).

Не могу не выразить глубокую благодарность моему мужу и сыну – за поддержку и помощь, содействие в выполнении фотографий и рисунков, оптимизм и бесконечное терпение.

Элина Владимирова

ВВЕДЕНИЕ

Предмет, задачи и актуальность исследования. Эмпирические основания работы. Базовые теоретические положения

Данная работа посвящена исследованию экологии хищных млекопитающих Средней полосы России, – лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), куницы лесной (*Martes martes* Linnaeus, 1758), горностая (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758) и ласки (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1758). Особенность подхода, примененного автором, заключается в первоочередном внимании к *информации*[1], содержащейся в среде обитания и доступной животным. Под «информацией» понимаются сведения о ресурсах и условиях местообитаний, которые животные получают, взаимодействуя с внешней средой в процессе обычной адаптивной активности. Содержание этой информации также включает сведения о ходе и результатах приспособительного поведения самих животных, сохраняющиеся в естественной среде обитания некоторое время после его проявления, – в виде следов жизнедеятельности[2] (Наумов, 1977б; Шилов, 1977; Мозговой, Розенберг, 1992; Михеев, 2013). Такого рода сведения потенциально доступны для животных, которые будут здесь приспосабливаться, а также для зоологов, проводящих наблюдения (Charthy, 1969; Темброк, 1977; Мозговой, 1980, 2005а; Hauser, 1996; Никольский, 2013; Рожнов, 2004, 2005, 2013; Поярков, 2013; Stegmann, 2013 и др.).

Данные, положенные в основу теоретических обобщений этой книги, получены в результате двадцатилетних наблюдений. Изучали следовую деятельность зверей, населяющих естественные местообитания. Сбор полевого материала проводился в 1993 – 2014 гг. в Самарской, Саратовской и Пензенской областях. Основные экологические проблемы этих территорий связаны с антропогенной дигрессией лесов и степей, в последние десятилетия обостренной загрязнением (Богданов, 1871; Огнев, 1925; Солянов, 2001; Васюков, 2007; Лесной …, 2008; Петухов и др., 2008; Черных и др., 2010; Владимирова, 2011з; Эколого-географические …, 2012 и др.).

Большая часть материала по *адаптации* млекопитающих к условиям, измененным действием антропогенного фактора, была получена в окрестностях

---

[1] Определение понятий, данных курсивом при их первом упоминании в тексте, приведено в «Глоссарии». Логически непротиворечивая формализация понятий, используемых в рамках какой-либо теоретической концепции, считается необходимым условием ее научности. Это справедливо и для экологии (Shrader-Frechette, McCoy, 1993; O'Connor, 2000; Belovsky et al., 2004).

[2] Если специально не оговорено иное, то под «поведением» в данной работе имеется в виду поведение животных, проявленное ими в естественной среде обитания.

г. Самары (фото 1 – 3)[3]. Территории, прилегающие к Самаре, представляют собой образец ландшафтов, трансформированных деятельностью человека в различной степени (Экологическая…, 1994; Устинова и др., 1999а; Горелов и др., 2003; Артемова, Владимирова, 2007; Шуйская и др., 2007; Черных и др., 2010; Владимирова, 2011з и др.). Естественные экосистемные свойства биогеоценозов оказываются при этом нарушенными (Влияние …, 1987; Матвеев, Терентьев, 1990; Розенберг, Мозговой, 1992; Розенберг, 1993, 2000; Мониторинг …, 1995; Blew, 1996; Мозговой, 1999; Владимирова, 2009г; Рейхани, 2010 и др.).

В связи с обеднением фенотипического разнообразия и разрушением популяционной структуры, популяции животных, вынужденные выживать в антропогенных условиях, могут потерять способность к авторегуляции численности (Шварц, 1967б, 1969, 1980; Мозговой, 1976; Коли, 1979; Корытин С. А., 1981; Северцов А. С., 1981; Шилов, 1982; Жизнеспособность…, 1989; Большаков, 1983; Рожнов, 2005; McCann, 2005; Conover, 2002; Корытин Н. С., 2013 и др.). Известно, что трансформированная человеком среда обитания животных, включая пригородную, характеризуется повышенной нестабильностью, гетерогенностью и изменчивостью, – как регулярной, так и стохастической (Клауснитцер, 1990; Фридман и др., 2008 и др.). При этом обостряется проблема сохранения устойчивости, жизнеспособности и функции авторегуляции, в отношении популяций большинства видов диких животных, (Ивантер, 1975; Курхинен, 2001; Большаков, Корытин, 2012 и др.). Популяции некоторых видов млекопитающих (полевка-экономка, горностай, лисица обыкновенная) обладают эволюционно устойчивыми стратегиями, позволяющими выживать в условиях, трансформированных действием антропогенного фактора в умеренной и низкой степени (Курхинен, 2001; Корытин Н. С., 2013 и др.). Другие виды животных, при обитании в нестабильных условиях, вызванных антропогенной трансформацией ландшафтов, «вынуждены» вырабатывать различные адаптации, стабилизирующие популяционные системы в направлении сохранения способности к авторегуляции и повышения устойчивости (Ивантер, 1975; Фридман и др.. 2008; Ильичев, 2009 и др.).

Иногда сложно определить, какой именно фактор внешней среды, трансформированной антропогеном, оказывается для ее обитателей лимитирующим, и по какой причине восстановление численности популяции затруднено (фото 4). Сочетание факторов усложняет проблему (Граков, 1979; Нуратдинов, Реймов, 1979; Жизнеспособность …, 1989; Шварц, 2004; Васильев, 2012 и др.). «Экологи уже сейчас должны выдать конкретную методику по выработке конкретных рекомендаций, выполнение которых гарантирует

---

[3] Фотографии размещены в разделе «Фотоматериалы»

выживание вида при том или ином виде хозяйственного вмешательства» (Одегова, 1979). Объективности при оценке пригодности и качества местообитаний можно достичь на основе анализа поведенческих реакций самих животных (Мозговой, 2005а).

Не случаен выбор хищных млекопитающих в качестве объектов экологического исследования, цель которого заключается в выяснении роли внешней информации при взаимодействиях зверей со средой обитания. Биоценотическая функция хищных млекопитающих определяется их способностью воздействовать на состояние и развитие экосистем, – в качестве верхнего звена трофической цепи (Миддендорф, 1869; Элтон, 1934; Shelford, 1937; Chapin et al., 2002; Jordán et al., 2012 и др.). Ограничивая рост численности травоядных, хищники оказывают влияние на возобновление и продуктивность фитоценозов (Дарвин, 1950; Paine, 1966; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Griffin et al., 2008; Terborgh, Estes, 2010; Sivy et al., 2011 и др.), и, в конечном счете, «создают ландшафты» и «управляют экосистемами» (Estes et al., 2011). Устойчивость и подвижный баланс экосистем обеспечивается, в ряду прочих факторов, разнообразием хищников (Уиттекер, 1980; Biodiversity…, 1988), поскольку разные виды этой группы животных по-своему влияют на численность и распределение живых организмов в составе биогеоценоза (Калабухов, 1935; Schmitz, 2006 и др.). Нисходящие эффекты, производимые группой хищников и оказывающие влияние на величину, скорость и направление потоков энергии в невырожденных экосистемах, различаются, – в зависимости от видового состава, демографических характеристик, телесных размеров и кормовой базы плотоядных (Туркин, 1902; Сетон-Томпсон, 1987; Botkin, 1993; Borrvall, Ebenman, 2006; Christiansen, Wroe, 2007; Urban 2007; Bruno, Cardinale, 2008; Martin, Fahring, 2012 и др.). Видовое разнообразие биоценозов обеспечивается наличием в них хищников (Paine, 1966).

Проблема экологического мониторинга и сохранения хищных млекопитающих, входящих в семейства Canidae (псовые) и Mustelidae (куньи), приобретает особую актуальность в связи с ухудшением защитных и трофических характеристик местообитаний, изменившихся под действием антропогенного фактора (Мелехов, 1980; Белянин; 1981; Сенов и др., 1981; Ушаков, 1983; Шилов, 1984; Our …, 1987; Huston, 1994; Устинова, 2001; Symstad et al., 2003; Владимирова, 2010а, 2012м; Владимирова, Мозговой, 2010б и др.).

Если в трансформированной человеком среде для лисицы обыкновенной характерно повышение плотности популяций (Harris, Rayner, 1986; Песец …, 1985; Jakubiec-Benroth, Jakubiec, 2001; Selva et al., 2005; Склюев, Владимирова, 2009; Корытин Н.С., 2013 и др.), то численность куницы лесной, горностая и ласки в таких условиях постепенно сокращается (Юргенсон, 1932; Соболь …,

1973; Колонок, 1977; Сидорович, 1995; Захаров, 2005; Филипьечев, 2006 и др.). В частности, это происходит в связи с усилением конкурентных отношений лесной куницы с лисицей, находящейся в привилегированном положении в данной гильдии хищных млекопитающих. Преимущества выживания популяций лисицы обыкновенной сформировались вследствие использования ими антропогенного мусора и падали, а также из-за зоопсихологической способности дифференцировать опасность, исходящую из среды обитания, трансформированной деятельностью людей (Mulder, 1990; Lindström et al., 1995; Helldin, 1998; Forsey, Baggs, 2001; Selva et al., 2005; Владимирова, 2004; Владимирова, Мозговой, 2006а и др.).

Важны исследования особенностей экологических ниш животных, населяющих одну территорию, в частности, задача выявления механизмов, снижающих трофическую конкуренцию экологически близких видов (Элтон, 1934, 1960; Shelford, 1937; Насимович, 1949; Whittaker, Levin, 1973; Одум, 1975; Behavioral …, 1985; Buskirk, Powell, 1994; Михеев, 2002; Goszszynski et al., 2007; Ritchie, Johnson, 2009 и др.). Анализ кормовой базы (Chitty, 1957; Christian, 1961; Башенина, 1977 и др.) должен быть дополнен исследованием климатических, биотопических и этологических факторов, оптимизирующих вещественно-энергетические стратегии гетероспецификов, включая локализацию следов кормопоисковой активности (Соколов, Рожнов, 1979; Мозговой, 1985а; Корытин, 1986; Мозговой и др., 1998; Рожнов, 2002; Матюшкин, 2005; Мозговой, 2005а; Sidorovich et al., 2005, 2006, 2008, 2010; Goszszynski et al., 2007; Михеев, 2009; Agarwala et al., 2012 и др.).

В последние годы появились работы, указывающие на распространение хищничества между видами, составляющими одну и ту же гильдию хищных млекопитающих, что обостряет проблему межвидовой конкуренции и выживания в целом (Lindström et al., 1995; Arim, Marquet, 2004; Donadio, Buskirk, 2006; Brozeziński et al., 2014). В экологии животных существует и позиция, подчеркивающая значимость отношений комменсализма (прежде всего, в форме информационной поддержки) между популяциями, слагающими одну гильдию (Корытин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2006а; Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012а). Вероятно, развитие взаимодействий хищников по тому или иному сценарию межпопуляционных отношений в составе одной гильдии (например, гильдии лисицы) зависит от обеспеченности видов предпочитаемыми кормами и численности популяций (Базыкин, 1985).

В природных территориях, не нарушенных людьми, «остаются населенными только лучшие стации», а в среде, трансформированной деятельностью человека, животные вынуждены интенсивно использовать «второстепенные» и «посещаемые» стации, используя терминологию В. В. Раевского (1948, с. 203). Приуроченность жировочных микростаций родентофагов к ценопопуляциям, дающим корм и укрытие мышевидным

грызунам различных видов, прослежена в отношении лисицы, лесной куницы, ласки и горностая (Харченко, 1999; Sidorovich et al., 2005, 2006, 1008, 2010 и др.). Тем не менее, эколого-этологические механизмы, упорядочивающие межвидовые (и внутрипопуляционные) трофические отношения млекопитающих-родентофагов, функционирующие на уровне пространственного разделения кормовых участков, остаются, по мнению автора данной монографии, изученными недостаточно. Это в полной мере относится и к разделению топических ресурсов (укрытий, мест отдыха и переходов и др.). В этой связи, сохраняется актуальность исследования экологической этологии хищных зверей, в том числе, методом зимних троплений (Fog, 1969; Соломин, 1979; Zelinski et al., 1983; Backer; Doncaster et al., 1990; Mulder, 1990; Coman et al., 1991; Jędrzejewski et al., 1993; Buskirk, Powell, 1994; Сидорович, 1995; Lindström et al., 1995; O'Doherty, 1995; Zelinski, Kucera, 1995; Bowman, Robitaille, 1997; Chalon et al., 1998; Chautan et al., 1998; Helldin, 1998; Kurki et al., 1998; Сафронов, Аникин, 2000; Gundersen, Rolstad, 2000; Корытин, 2002; Сокольский, 2004; Mowat, 2006; Goszszynski et al., 2007; Lucentini et al., 2007; Склюев, 2010; Zub et al., 2010; Седаш, 2011; Сметкина и др., 2011; Balestrieri et al., 2011; Jordan, 2011; O'Mahony et al., 2012; Сидорчук и др., 2013; O'Meara et al., 2014 и др.).

Исследование, результаты которого изложены в книге, выполнено в междисциплинарном ключе. Концептуальные схемы экологии дополнены современными наработками этологии, психофизиологии, зоопсихологии, семиотики, информологии, кибернетики и теории математического моделирования сложных систем. Информационный подход к экологии животных призван дополнить традиционное исследование вещественно-энергетических аспектов взаимодействий, происходящих в зооценозах, изучением их *информационных аспектов*, включая межвидовые и внутривидовые коммуникации (Margalef, 1958; Rothschuh, 1972; Симкин, 1976; Наумов, 1977б; Панов, 1980; Мозговой, 1980, 1986б, 2004, 2005а; Shilov, 1988; Рожнов, 2002; Розенберг и др., 2002а, 2002б, 2002в; Никольский, 2003; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Михеев, 2009; Ulanowicza et al., 2009; Владимирова, 2010з, 2013з; Сидорчук и др., 2013; Рожнов, 2013; Цветкова и др., 2013 и др.).

Животные модельных видов данного исследования различаются по размерам тела, по своим экологическим возможностям (включая конкурентные), в частности, по способности адаптироваться к среде обитания, трансформированной человеком (Формозов, 1946; Северцов Н.А., 1950; Гептнер и др., 1967; Численко, 1969; Большаков, Корытин, 2012 и др.). В снежное время года они проявляют активную жизнедеятельность, что позволяет использовать метод зимних троплений для выявления ее особенностей (Огнев, 1950; Формозов, 1959; Мозговой, Розенберг, 1992;

Bowman, Robitaille, 1997; Rezendes, 1999; Gompper, 2006 и др.). Изучение следов, наряду с применением других экологических методик, позволяет обнаружить закономерности, существенные для выживания особей и популяций (Новиков, 1957, 1959; Наумов, 1963 и др.).

В настоящее время звери вынуждены выживать в биотопах, значительно трансформированных деятельностью людей (Матвеев, Горелов, 1986; Природа …, 1990; Захаров, Горелов, 1995; Устинова и др., 1999б и др.). Для большинства видов млекопитающих, включая хищных и мышевидных грызунов, такие условия неблагоприятны (Шилов, 1984; Петухов, 1989; Клausницер, 1990; Ильин и др., 1996; Chapin et al., 2002; Вольперт, Величенко, 2003; Хански, 2010 и др.).

В районе исследования ситуация обострена также из-за континентального засушливого климата (Климат …, 1983; Иванова, 1990). Для ландшафтов Среднего и Нижнего Поволжья отмечен ряд климатических и орогидрографических процессов, негативных по экологическим последствиям. Это общая аридизация, ослабление влияния зимнего азиатского антициклона, появление аномально теплых зим, зарегулирование гидрологического режима волжских водохранилищ (Рулье, 1954; Ковда, 1977; Волга …, 1978; Матвееев В. И., 1990; Конобеева, Салтанкин, 1997; Полянская, 2012 и др.). Проблемы выживания живых организмов, плохо переносящих климатические колебания, в том числе, недостаток влаги, в последние десятилетия усугубились современным изменением климата (Глобальные …, 2011; Переведенцев и др., 2012 и др.). Если достоверность феномена современного глобального потепления остается дискуссионной (Глобальные …, 2009; Башкин, 2013; Осика и др., 2013; Тарко, Усатюк, 2013), то аридизация ландшафтов лесостепных зон, вызванная усилением воздействия человека на природу, включая вырубку лесов и распашку земель, не вызывает сомнений (Рулье, 1954; Report …, 1992; Левыкин, Чибилев, 2002; Структура …, 2009 и др.).

Мышевидные грызуны (основные кормовые объекты модельных видов данного исследования) резко снижают численность популяций после засухи (Калабухов, 1969; Башенина, 1977; Шемятихина, 2012 и др.). Один из модельных видов, лесная куница, характеризуется бореальным происхождением и плохо переносит континентальный засушливый климат (Бакеев, 1973 и др.), в районе исследования она обитает на одной из южных границ разорванного кружевного ареала (Юргенсон, 1981). В неоптимальных для вида условиях животные чаще сталкиваются с «вызовами» внешней среды, поэтому затраты на поддержание жизнедеятельности, а соответственно, и потребность в ресурсах, у них должны быть выше, чем в оптимуме» (Поликарпов и др., 2012). Другие виды, лисица обыкновенная, горностай и ласка, обитающие на территории исследования, фактически находятся вдали от границ видового ареала, но только про лисицу и, с натяжкой, ласку, можно

сказать, что они адаптированы здесь неплохо: несмотря на кажущееся обилие защитных объектов естественного происхождения (балок, оврагов, расщелин в грунте, ранее обустроенных нор, комлевых дупел), высокий уровень антропогена и частые засухи создают не лучшие возможности выживания для этих зверей.

Наиболее объективную информацию об использовании животными ресурсов среды обитания дают поведенческие реакции, проявленные самими животными при восприятии ими внешних сведений (Мозговой, 2005а).

Тревога и дискомфорт, обычно сопровождающие существование диких зверей в антропогенной среде, мешают им успешно выживать и размножаться (за исключением небольшого числа видов-антропофилов) (Шилов, 1984; Большаков и др., 2001; Матюшкин, 2005; Склюев, Владимирова, 2009; Владимирова, Мозговой, 2010а; Большаков, Корытин, 2012 и др.). Часть топических и трофических ресурсов, имеющихся в местообитаниях, измененных деятельностью людей, может оказаться недоступной для животных (Влияние …, 1987; Клausницер, 1990; Vos, Wensel, 2001; Владимирова, 2012е и др.). Это в полной мере относится к территории исследования.

Физиологические и психологические феномены, сопровождающие приспособительную активность животных, неоднократно вызывали исследовательский интерес натуралистов (Вагнер, 1910; Кашкаров, 1928; Павлов, 1951; Сеченов, 1952; Lorenz, 1955; Chitty, 1957; Северцов А. Н., 1967, 1982; Darwin, 1967; Майр, 1968; Baerends, 1976; Дэвис, Кристиан, 1977 и др.). С позиций физиологии, особь млекопитающих представляет собой организм, приспосабливающийся к изменяющимся внешним условиям (Bernard, 1859; Бернар, 1878; Cannon, 1932; Ashby, 1956; Стивенс, 1960; Селье, 1982; Флейшман, 1982 и др.). Его устойчивость базируется на следующих процессах: а) гомеостатическая регуляция физиологических показателей; б) оптимизация гомеостатических режимов; в) перестройка режимов при динамике внешних условий (Брайнес и др., 1962; Харди, 1986). Роль информации возрастает в изменяющихся условиях, обеспечивая целостность организма и его связь со средой обитания (Wiener, 1948; Ashby, 1956; Брайнес и др., 1962; Бертон, 1972; Братко, Вельков, 1973; Флейшман, 1982; Симонов, 1980, 1981, 2001 и др.). Динамика условий, чрезмерная по интенсивности и градиенту, может разрушить особь и способна перестроить биогеоценоз (Беклемишев, 1969 и др.).

Уровни управляющих устройств, которые осуществляют переработку внешней информации в соответствии с заданным алгоритмом, находятся в иерархическом соподчинении. По мере эволюционного развития высшие уровни управления расширяют компетенции низших (Ляпунов, Стебаев, 1964; Ляпунов, Яблонский, 1964; Шкорбатов, 1971, 1982; Ляпунов, 1980). Это значит, что у видов, более совершенных в эволюционном плане, возрастает роль

самоуправления, повышается независимость организма от условий среды, снижается значение морфофизиологических и биохимических адаптаций, с одновременным возрастанием роли адаптивного поведения (Шилов, 1977; Владимирова, Мозговой, 2004; Владимирова, 2013в).

Таким образом, управление организмом (как сложной системой) регулируется с помощью информации, полученной при средовом взаимодействии (Анохин, 1996; Судаков, 2002; Александров и др., 2007 и др.). Такая информация представляет собой сведения о материально-энергетических ресурсах и условиях, состоянии популяций и приспособительной активности предшественников (Шмальгаузен, 1960, Шварц, 1969; Наумов, 1977б; Шилов, 1977; Шамис, 2010 и др.). Количество информации, добытой особью, определяется ее активностью (Бонгард и др., 1975; Мозговой, Розенберг, 1992 и др.). Это утверждение в полной мере относится и к восприятию сигналов коммуникативного назначения, намеренно оставленных конспецификами в совместной среде обитания (Eco, 1976; Владимирова, 2001; Animal …, 2013; Stegmann, 2013).

При изучении млекопитающих важно принимать во внимание их психическую деятельность – психические процессы, функции и состояния (Кашкаров, 1928; Фабри, 1978, 1983; Владимирова, 2010ж; Kappeler, 2012 и др.). Известно, что звери обладают относительно сложной *психикой*, под которой понимается способность к построению адаптивных моделей реальности (Владимирова, Мозговой, 2004), с использованием функций высшей нервной деятельности (Павлов, 1951; Будко, Назарцева, 2012 и др.). Функционирование психики координирует и интегрирует взаимодействие организма с его окружением, совершенствуясь по мере возрастания массы мозга и усложнения образа жизни (Yerkes, 1905; Бериташвили, 1961, 1974; Voronin, 1962; Бернштейн, 1966; Behavioral…, 1984; Burkhardt, 1990; Harvey, Pagel, 1991; Леонтьев, 1994; Cardinal, 2006; Александров и др., 2007 и др.). Высшая нервная деятельность управляет поведением и придает особи млекопитающих свойства сложной системы (целостность, устойчивость, прочность, сбалансированность и гомеостаз, надежность и живучесть) (Bennett, 1976; Флейшман, 1982; Анохин, 1996 и др.). Она осуществляется на основе информированности особи о состоянии среды обитания и результатах собственной жизнедеятельности (Tolman, 1925; Hall, 1956; Rosenblatt, 1958; Урсул, 1973; Baerends, 1976; Дубровский, 1980; Behavioral…, 1985; Напалков, 1986; Анохин, 1996; Владимирский, 2000; Горшков и др., 2002; Судаков, 2002; Alcock, 2013 и др.).

В ходе исследования использовались наработки общей и биологической кибернетики (Шмальгаузен, 1968; Цетлин, 1969; Полетаев, 1970; Шкорбатов, 1971, 1982; Drischel, 1972; Huken, 1987; Анохин, 1996; Hubel, Wiesel, 2005 и др.), а также теории математического моделирования сложных систем, включая

экосистемы (Logofet, 1993; Малинецкий, 1997; Саранча, 1997; Советов, Яковлев, 2001; Хакен, 2003; Трусов и др., 2007 и др.). Для объяснения принципов функционирования живой материи эти дисциплины привлекают положения информологии (Wiener, 1948; Шеннон, 1963а, 1963б; Bischof, 1968; Orloci, 1971; Rothschuh, 1972; Седов, 1976; Антономов, 1977; Лекявичюс, 1986; Корогодин, 1991; Burnham, Andersen, 1998; Янковский, 2000; Чернавский, 2001; Бриллюэн, 2006, Долгоносов, 2009 и др.). Имеется в виду «передача, накопление и перекодирование информации (закон убывания разнообразия и принцип обратной связи)». Эти феномены «упорядочивают» «преобразование и перемещение вещества, расходование энергии в ходе совершения работы и ее накопление в связанной форме», т. е. упорядочивают процессы, имеющие место в экосистемах (Розенберг и др., 1999, с. 102).

Теоретическим основанием данной работы послужила также концепция *информационно-знакового поля* (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992), развившаяся из представлений о *биологическом сигнальном поле*, высказанных профессором Н. П. Наумовым (Наумов, 1973, 1977б; Наумов и др., 1981). Роль информации в обеспечении выживания особей и упорядочивании функционирования экосистем будет рассмотрена ниже. Также будут описаны в деталях некоторые особенности информационных аспектов поведения модельных видов, включая закономерности их активности в информационных полях.

Большая часть материалов данной работы собрана методом зимних троплений (Формозов, 1959 и др.). Особенности метода троплений, как он используется по традиции, сложившейся в экологии животных, изложены ниже. К настоящему времени также разработан оригинальный вариант метода зимних троплений, позволяющий получать количественные данные, характеризующие поведенческие реакции зверей (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Морозов, 2014). Это способствует проведению сравнительных исследований. Выборки для подобных исследований могут быть составлены из различных особей одного вида, представителей различных внутрипопуляционных группировок, популяций и видов. Появляется возможность сравнивать поведенческие «ответы» животных, проявленные ими в различных функциональных состояниях или при действии внешних факторов различной интенсивности (Мозговой, 1983б, 1985а, 1985б, 1986г, 2005а, 2005б; Мозговой, Окунев, 1983; Фалин, 1986; Мозговой, Юдина, 1995; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Владимирова, 2004, 2010в, 2013в; Владимирова, Мозговой, 2007а, 2009в, 2010б; Фокина, 2006б; Склюев, Мозговой, 2009).

Изучение жизни животных по следам на снегу, –продуктивный научный метод (Формозов, 1946, 1959; Насимович, 1948а; Матюшкин, 2005 и др.). При работе «по белой тропе» зоолог имеет возможность получать сведения по

адаптации животных, активных в снежное время года, с поздней осени до ранней весны (Мозговой, 2005а). Для многих видов, обитающих в Средней полосе России, это самый неблагоприятный период года (Новиков, 1953, 1979). Последствия недостатка пищи усугубляются суровыми и быстро изменяющимися погодными условиями. Снежный покров, пронизанный ледяными корками, затрудняет обычную суточную активность – добычу пищи, передвижение, отдых, полноценное использование территории. Ответ на вопрос, как именно антропогенный фактор влияет на эколого-этологические адаптации животных, находящихся в «узких» условиях, позволяет грамотно спланировать необходимые природоохранные мероприятия (Соколов В. Е., 1980; Влияние…, 1987; Павлов, 2000 и др.; Корытин Н. С., 2011, 2013 и др.).

Собирая материал методом традиционных троплений, зоолог, работающий в поле, фиксирует биогенную и абиогенную информацию, которую имела возможность распознать изучаемая особь. Работая в соответствии с тем вариантом зимних троплений, который описан во второй главе[4], исследователь учитывает определенный набор параметров поведения и характеристик внешней среды в обязательном порядке (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, 2005а; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014). При этом зоолог передвигается по направлению локомоции животного (не «в пяту»), в связи с чем исследователь проживает отрезок своей жизни «параллельно» с жизнью того животного, который служит ему объектом наблюдений. Здесь важно, что последовательность событий, реконструируемых в ходе троплений, развертывается в их естественной причинно-временной связи.

В процессе сбора полевого материала фиксируются двигательные и экскреторные реакции вытрапливаемой особи, которые можно различить по следам на снегу, учитываются все объекты среды обитания, восприятие которых инициировало ответные реакции. Определяется видовая принадлежность животного, по возможности, выявляются признаки пола и возраста. Кроме того, определяются: общее функциональное состояние особи и разновидность состояния мотивационного, индивидуальные особенности локомоции и способов использования пространства, проявления субдоминантной активности, если таковые наблюдаются. Под характеристикой «общего функционального состояния» понимаются признаки физического здоровья вытрапливаемой особи, отсутствие или наличие ран, наледь на лапах (если имеется) и др. Разновидности мотивационных состояний животных получили название «функциональных форм активности» (Vladimirova, 2011; Владимирова, 2012г). Они полагаются условиями, определяющими особенности взаимодействий животных со средой обитания, включая распределение вероятностей классов воспринятых объектов и проявленных

---

[4] Речь идет о методе детальных троплений.

реакций (Владимирова, Морозов, 2014). Отмечаются объекты, служащие особи, поведение которой изучается по следам, для ориентации при перемещении. Обращается внимание на стереотипные и своеобразные способы взаимодействия особи с внешним окружением. Значение придается каждому объекту и детали ландшафта, при восприятии которых особь проявила поведенческие реакции (Мозговой, 2005а). Уточняются характеристики биотопа, делаются фотоснимки следовой дорожки, проводится картирование. Появляется возможность проследить изменения, происходящие в поведении животных по мере реализации их биологических потребностей.

Сложное поведение млекопитающих, наблюдаемое в природе, представляет собой «функциональный результат» (Гороховская, 2001) их психофизиологического состояния. Поведение здорового животного определяется целью[5] (Розенблют и др., 1983 и др.) или, в смысле П. К. Анохина, необходимостью получения «континуума результатов, в котором «мелкие» результаты, лежащие на пути получения «больших» и «грандиозных результатов», сливаются в единый поведенческий континуум результатов» (Анохин, 1978б, с. 42). На достижение полезных результатов жизнедеятельности (то есть, на осуществление цели) направлена активность особи, обеспечивающая сохранение жизни (Tolman, 1932; Bindra, 1961; Хайнд, 1975; Розенблют и др., 1983; Корогодин, Корогодина, 2000; Судаков, 2004 и др.). *Целенаправленное поведение* связано с актуальным мотивационным состоянием особи (Анохин, 1978в; Симонов, 1987; Сахаров, 2012 и др.), обусловлено энергетическими ограничениями жизнедеятельности, характерными для любого живого существа (Флейшман, 1978; Kooijman, 2000; Владимирова, 2013б; Swait, Marley, 2013; Владимирова, Ситникова, 2014 и др.), и достигается управлением (Ляпунов, 1980; Гринченко, 2010 и др.). «Любое целенаправленное действие характеризуется именно повышением вероятности достижения цели, и величина эта позволяет судить об его эффективности (Харкевич, 1960)» (Корогодин, Корогодина, 2000, с. 8).

«Конкретный результат деятельности системы является ее системообразующим фактором», пишет П. К. Анохин (Анохин, 1978в, с. 69), и если рассматривать адаптивное поведение особи в качестве системы, то таким системообразующим фактором следует считать направленность особи на достижение «континуума результатов» (там же, с. 69). «Каждый поведенческий

---

[5] Имеются в виду целенаправленные действия особи, мотивированной биологической потребностью. Целенаправленность поведения отдельной особи, стремящейся достичь полезного результата деятельности (Анохин, 1996 и др.), автором данной монографии не связывается с телеологическим подходом к эволюционному процессу, в смыслах Аристотеля, Ж. Б. Ламарка (1955), Л. С. Берга (1977), А. А. Любищева (2006) и др. По Аристотелю, «развитие – это осуществление наперед определенной цели: поэтому все в развитии природы и обществе целесообразно» (Современная…, 2014).

акт, приносящий какой-то результат, неизбежно формируется по принципу функциональной системы» (там же, с. 101).

Целенаправленность поведения влияет на выбор классов объектов средовых взаимодействий, осуществляемый адаптирующейся особью, и определяет разновидности поведенческих реакций, проявленных ею (Владимирова, Морозов, 2014). «Если же результат не соответствует прогнозу, то в аппарате сличения [функциональной системы – Э. В.] возникает рассогласование, активизирующее ориентировочно-исследовательскую реакцию, которая, поднимая ассоциативные возможности мозга на высокий уровень, тем самым помогает активному подбору дополнительной информации» (Анохин, 1978в, с. 97).

Также на поведение особи оказывают влияние следующие факторы: а) запомненная информация; б) навыки, сформированные ранее; в) индивидуально-типологическая принадлежность высшей нервной деятельности и генотип в целом; г) текущее гормональное состояние и, кроме того, ряд других, внутренних и внешних, детерминант активности (Thorndike, 1898; Павлов, 1951; Стивенс, 1960; Baerends, 1976; Кендел, 1980; Симонов, 1981, 1987; Толмен, 1980; Эрман, Парсонс, 1984; Мак-Фарленд, 1988; Иваницкий, 1997; Наатанен, 1997; White et al., 1998; Whishaw et al., 2001; Гаазе-Роппопорт, Поспелов, 2004; Владимирова, Мозговой, 2006б; Wells, 2006; Александров и др., 2007; Измайлов, Черноризов, 2011; Alcock, 2013 и др.).

Несмотря на многообразие факторов, определяющих поведение хищных млекопитающих (Владимирова, Мозговой, 2006а, 2006б и др.), практика полевой работы «по белой тропе» показывает, что ту или иную конкретную *элементарную двигательную реакцию* чаще всего можно связать с каким-либо определенным внешним *знаковым объектом*, воспринятым особью (учету подлежат элементарные двигательные реакции животных, различимые по следам, оставленным в природных биотопах). Объект, восприятие которого побуждает особь к ответной реакции, выступает *«стимулом»* (Jennings, 1906; Watson, 1930; Skinner, 1938, 1966; Hebb, 1949; Tinbergen, 1955; Breland K., Breland M., 1961; Основы …, 1984; Wells, Hepper, 2006; Vonk, Beren, 2012) или, используя иную терминологию, *«сигналом»* (Hebb, 1949; Полетаев, 1958; Bühler, 1965; Симкин, 1976; Анохин, 1978в; Степанов, 1999; Пучковский, Буйновская, 2013; Clapham et al., 2013), «*знаком*» (Peirce, 1958; Степанов, 1967, 1971, 1999; Ветров, 1968; Мельников, 1978; Morris, 1971а, 1971б; Sebeok, 2001; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мечковская, 2004), «*знаковым объектом*» (Владимирова, 2009б; Vladimirova, 2009, 2011).

В технике детальных троплений, класс знакового объекта рассматривается в качестве экзогенного детерминанта поведенческой активности вытрапливаемой особи (Tolman, 1932; Manning, Dawkins, 1998; Владимирова, Мозговой, 2006а; Psychology…, 2009 и др.). *Внутренние состояния* животного

рассматриваются в качестве основных эндогенных детерминант его поведенческой активности (Bernard, 1859; Tolman, 1932; Ashby, 1959; Хайнд, 1975; Psychology…, 2009; Владимирова, Морозов, 2014 и др.) Существенными внутренними состояниями животного являются актуальная *биологическая потребность* (Павлов, 1951; Данилова, 1992; Сахаров, 2012; Целенаправленное…, 2014 и др.) и разновидность текущего *мотивационного состояния* (Behtereva, Gretchin, 1968; Симонов, 1981, 1987; Марютина, Ермолаев, 1997 и др.), которые определяют избирательное восприятие внешней среды (Хайнд, 1975; Костандов, 2006 и др.) и связаны с *функциональной формой активности* особи (Крушинский, 1960; Baerends, 1976; Vladimirova, 2011 и др.) (рис. 1).

Направленность особи на достижение различных полезных результатов деятельности (Павлов, 1951; Анохин, 1968, 1978в, 1996; Behtereva, Gretchin, 1968; Судаков, 1973; Розенблютт и др., 1983; Корогодин, Корогодина, 2000, с. 35 и др.) формирует различные относительно устойчивые функциональные формы активности. Иными словами, определенная форма активности соответствует определенной цели; реализация активности той или иной формы сопровождается удовлетворением наиболее актуальных биологических потребностей особи (рис. 1) (Анохин, 1978в; Котляр, 1986; Филиппова, 2004; Vladimirova, 2011 и др.). На рисунки показаны логические связи между понятиями психофизиологии, биологической кибернетики и экологии животных, в частности, – дана ассоциация представлений о биологической потребности особи, ее мотивации и функциональной форме активности (особь адаптируется в естественной среде обитания).

В семиотике (науке о знаках) причинно-следственные связи между воспринятым объектом и ответной реакцией, проявленной особью, формализованы с непротиворечивыми подробностями (Степанов, 1971; Morris, 1971а, 1971б; Simpkins, 1996; Семиотика, 2001 и др.). В этой связи есть смысл использовать термин «знаковый объект» для обозначения какой-либо средовой материальной дискретной сущности, восприятие которой сопровождается ответной реакцией адаптирующейся особи, двигательной или экскреторной, «если она адекватна намерениям и воспринимающему аппарату реципиента (т. е. получателя) знаковой информации» (Владимирова, 2002а, с. 147).

Состояние организма, удаленное
от состояния гомеостатического равновесия
(в смысле К. Бернара (Bernard, 1859)
Возмущенное состояние организма,
требующее поведенческой регуляции
(в смысле У.Р. Эшби (Ashby, 1959)

Биологическая потребность
особи, ассоциированная с
поддержанием или восста-
новлением постоянства внут-
ренней среды организма
Потребность в безопасности
Потребность в размножении
и выхаживании потомства
Социобиологическая
потребность

Мотивация особи
(побуждение, вызывающее
активность и определяющее
ее направленность)
Характеризуется:
1) спецификой мотиваци-
онного состояния;
2) уровнем (интенсивностью)
мотивации

Избирательное восприятие и использование
объектов определенных классов, соответствующих
актуальной потребности и мотивационному
состоянию
Игнорирование или намеренное избегание
объектов несоответствующих классов

Рис. 1. Связь понятий психофизиологии (Симонов, 1981, 1987; Данилова, 1992; Костандов, 2006; Сахаров, 2012 и др.), биологической кибернетики (Ashby, 1959; Антономов, 1977 и др.) и этологической экологии (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014). Стрелки указывают на причинно-следственные отношения между явлениями.

Предполагается, что реконструкция внешней побудительной причины поведенческой реакции особи возможна по следам ее жизнедеятельности (Мозговой, 1980, 2005а; Владимирова, Морозов, 2014). Для этого следовой рисунок разделяется на функционально неравнозначные участки, соответствующие отдельным двигательным реакциям, с их последующей агрегацией в ситуационно обусловленные единицы поведения («ситуационные единицы поведения») (Владимирова, 2010л; Vladimirova, 2011). Чаще всего конкретной побудительной причиной поведенческой реакции той или иной разновидности, проявленной особью, является восприятие объекта среды определенного класса (Watson, 1930; Tinbergen, 1955; Morris, 1971а, 1971б; Мозговой, 1980, 2005а; Владимирова, 2009б; Vladimirova, 2009; Владимирова, Морозов, 2014).

Некоторое представление о принципах формирования двигательных и экскреторных реакций диких хищных млекопитающих, ведущих скрытый образ жизни, могут дать наблюдения за поведением представителей этих видов в вольерах, а также наблюдения за поведением домашних собак, хорьков и кошек. Поведение млекопитающих близких систематических групп имеет общие черты (Lorenz, 1950; Майнарди, 1981; Cardinal, 2006 и др.) Некоторую информацию могут дать книги, но для приобретения навыков, необходимых для научной работы, полевые исследования нельзя заменить ничем (Мозговой, 2005а).

Информация об особенностях адаптации животных, полученная в результате троплений, может быть представлена как в виде *показателей поведения особи* (Мозговой, 2004; Владимирова, 2010л; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014), так и в виде *показателей информационно-знакового поля* (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992).

Показатели поведения особи организованы иерархически (Vladimirova, 2011). Показателями поведения особи являются следующие элементы множеств разного уровня (перечислены от низшего уровня к более высоким): 1) *элементарные двигательные реакции*; 2) *унитарные реакции*; 3) *ситуативные единицы поведения*; 4) *функциональные формы активности*; 5) *суточные активности особи*; 6) *активности особи, рассмотренные за период в несколько суток.* Простейшее звено в иерархической структуре поведения составляют элементарные двигательные реакции, из которых состоят унитарные реакции. Унитарные реакции складываются в ситуативные единицы поведения, которые, в свою очередь, формируют функциональные формы поведенческой активности. Формы активности складываются в суточную активность и т. д. (Владимирова, 2010л; Vladimirova, 2011).

Иными словами, поведение описывается с помощью элементов, принадлежащих множествам разного уровня. Первые четыре уровня показаны на рисунке (рис. 2). Организация структуры поведения в виде иерархических

уровней означает (в данном случае), что несколько элементов множества, характеризующего показатели первого уровня, складывается в один показатель второго уровня, несколько элементов множества второго уровня – в показатель третьего уровня и т. д. (Кондаков, 1975; Волкова, Денисов, 2001 и др.). Совокупность показателей разного уровня используется для построения формализованного описания поведения, основанного на материалах троплений следов зверей, оставшихся на снегу в качестве одного из эффектов их приспособительной жизнедеятельности (Владимирова, 2010л; 2012в, 2012л; Владимирова, Морозов, 2014).



Рис. 2. Иерархические уровни в структуре поведения млекопитающих (из: Владимирова, Морозов, 2014)

Чтобы распознать отдельную элементарную или унитарную реакцию в непрерывном потоке поведенческой активности, зафиксированном в следах, следует иметь представление обо всем наборе *поведенческих реакций*, специфичном для животных данного вида. (Под «поведенческими реакциями» подразумеваются как элементарные двигательные реакции, так и унитарные). Также необходимо знать, какой класс средовых объектов обычно инициирует стереотип поведения, выраженный данными поведенческими реакциями (Владимирова, 2012в, 2012л).

Кроме того, информационные аспекты взаимодействия зверей с окружающей средой в более обобщенной форме могут быть описаны с помощью показателей информационно-знакового поля (Мозговой, 2004, 2005а, 2005в). Информационно-знаковое (знаковое) поле – научная метафора, акцентирующая внимание исследователей на тех аспектах адаптивного поведения, которые связаны с использованием сведений о среде обитания. Важно, что показатели поля выявляются с помощью анализа двигательной активности самих животных (Мозговой, 1980; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Никольский, 2003). Знаковое поле можно определить как среду обитания, структурированную жизнедеятельностью зверей (Vladimirova, 2009; Владимирова, Мозговой, 2010г). Подобно биологическому сигнальному полю в смысле Н. П. Наумова (1977б), информационно-знаковое поле упорядочивает взаимодействие особи с ее популяционным окружением и аккумулирует сведения о приспособительной активности отдельных особей (Мозговой, 2005а).

Показатели информационно-знакового поля (*анизотропность поля*, а также его *величина* и *напряженность*) имеют дискретный характер и могут быть выражены количественно (Мозговой, 1980, 2005а). Анизотропность поля равняется количеству объектов, воспринятых и отреагированных вытрапливаемой особью при генерации следовой дистанции определенной протяженности (например, 1000 *м* следов). Величина поля равна количеству классов объектов, воспринятых и отреагированных особью, а напряженность – количеству элементарных двигательных реакций, произведенных в ходе этого процесса. Величина и напряженность знакового поля рассчитываются по тому же принципу, что и анизотропность, – приводятся к дистанции определенной протяженности. Выявленные в ходе троплений, показатели знакового поля свидетельствуют об особенностях экологии животных, связанных с восприятием внешней информации, и позволяют сформулировать некоторые эвристики в демэкологии и синэкологии (Мозговой, 1985а, 2004, 2005а, 2005б, 2005в; Фалин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2002а, 2002б; Склюев, 2009а, 2010; Склюев, Владимирова, 2009; Склюев, Мозговой, 2009; Владимирова, 2011ж и др.).

С помощью показателей поведения и показателей информационно-знакового поля могут быть исследованы, во-первых, процессы получения животными внешней информации и, во-вторых, процессы производства ими новых сведений приспособительного характера (Мозговой, 1986а, 1986б, 1986в, 1986г; Фалин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2005; Владимирова, Мозговой, 2006а; Фокина, 2006б; Склюев, 2010 и др.). Вторые представляют собой следы жизнедеятельности, сохраняющиеся некоторое время в среде обитания (Михеев, 2013), а также информацию о результатах собственной активности,

сохраняющуюся в памяти адаптирующейся особи (Мозговой, 1999, 2005б; Владимирова, 2010и, 2011г и др.).

Сведения, представляющие собой следы адаптивного поведения предшественников и позже воспринятые другими животными, отражают особенности группового использования среды обитания. Такие сведения сохраняются и возобновляются в ряду поколений (Наумов, 1977а, 1977б). Они обеспечивают «экологическое наследование» (Никольский, 2013), то есть осуществляют передачу навыков адаптивного поведения в ряду поколений. Приспосабливаясь в среде обитания, особь запоминает результаты выбора того или иного знакового объекта, произведенного ею для дальнейшего взаимодействия с этим объектом.

Особь также запоминает последствия ответных реакций, проявленных ею (Кастлер, 1967; Immelmann, 1980 и др.). Тем самым информация о ходе приспособительного процесса накапливается в психике особи в виде памяти и сформировавшихся навыков (Bennett, 1976; Cognitive…, 1997; Dalziel et al., 2008 и др.). С помощью следов, сохраняющихся некоторое время в совместной среде обитания, часть этой информации становится достоянием других животных, – конспецификов и гетероспецификов, при условии проявления ими внимания к следам адаптивной активности предшественников (Наумов и др., 1981; Мозговой, Розенебрг, 1992; Мозговой и др., 1998; Владимирова 2010з). Зимние тропления показывают, что хищные млекопитающие проявляют активную жизнедеятельность в тех местах, где следы предшественников свидетельствуют об их успешной адаптации. Звери ведут себя с большой осторожностью или вовсе избегают находиться там, где следы несут сведения о гибели других зверей или об их жизнедеятельности в состоянии стресса (Мозговой, 2005а; Владимирова, Мозговой, 2006а и др.).

В совокупности факторов, влияющих на поведение особи, есть смысл выделять группы эндогенных и экзогенных детерминант поведения (Bekoff, 1979), а в группе экзогенных – подгруппы материально-энергетических и информационных (Владимирова, Мозговой, 2006б; Владимирова, 2013з). В контексте данной работы поведенческие реакции животных рассматриваются как проявление видоспецифических и индивидуальных стереотипов поведения. Они представляют собой результат сочетания врожденных особенностей поведения и свойств, приобретенных в онтогенезе (Uexkull, 1957, 2001; Крушинский, 1960, 1993; Чиркова, 1967; Граков, 1967; Корытин, 1968, 1979, 1986; Беньковский, 1974; Формозов, 1976; Матюшкин, 1977; Соколов, Кузнецов, 1978; Приклонский, 1975, 1981; Фабри, 1983, 1993; Юдин, 1986; Воронин, 1990; Попов, Ильченко, 1990; Терновский, Терновская, 1984; Мозговой и др., 1998; Зайцев, 2000; Эрнандес-Бланко, 2005; Kappeler, 2012 и др.).

Известно, что поведение животных определяется двумя группами факторов: 1) особенностями среды обитания; 2) состоянием особи, поведение которой изучается (Эшби, 1964; Владимирова, Мозговой, 2006а и др.). Вторую группу факторов можно конкретизировать, отнеся к ней ряд признаков. Это видовая, возрастная и половая принадлежность особи, врожденные разрешающие способности ее рецепторов, индивидуальные особенности поведения (приобретенные рефлексы и навыки, пережитые успехи и неудачи, сопровождавшиеся положительными и отрицательными эмоциями). Сюда же относятся генетически обусловленные признаки (в частности, врожденный тип высшей нервной деятельности), а также ряд иных факторов из группы эндогенных детерминант поведения, которые можно рассматривать как слагаемые «функциональной системы» (Анохин, 1968, 1978а, 1978б, 1996; Анохин, Судаков, 1993). Имеются в виду такие психофизиологические феномены как мотивация (Miller, 1951; Симонов, 1970, 1981, 2001; Lazarus, 1991; Коваль, Редько, 2012), онтогенетический опыт запоминания (Norman et al., 1976), обстановка, контекст и полезный результат осуществляемого поведения (Neisser, 1967; Анохин, 1996; Nowak et al., 2000; Whishaw, 2001). Кроме того, на поведение отдельной особи влияет комплекс биосоциальных отношений, сложившихся в популяции и биоценозе (Владимирова, Мозговой, 2006а). С помощью механизмов обратной связи полезный результат деятельности влияет на продление или перемену текущей формы поведения (Анохин, 1978а, 1978б, 1978в).

В группе экзогенных детерминант, в качестве важнейшего фактора, определяющего поведение особи в данный момент времени, рассматривается сложившаяся экологическая ситуация, внешняя по отношению к животному. Ее действие учитывается комплексно (Tolman, 1925, 1932, 1945; Hall, 1956; Minsky, Papert, 1969), на основе «ответных» реакций особи, поведение которой исследуется по следам (Watson, 1913, 1930). В частности, на поведение особи влияют следы животных, проявлявших здесь приспособительную активность, а также иные «сигналы биологического поля» (Наумов, 1977б). Они могут быть обновлены в результате подражательного поведения. Жизнедеятельность, проявленная в среде обитания адаптирующейся особью, повышает коммуникативный потенциал этой среды (Владимирова, Мозговой, 2006а; Vladimirova, 2009). Имеются в виду коммуникации животных, опосредованные объектами совместной среды обитания, в том числе и *метками*, намеренно оставленными животными (Рожнов, 2002, 2004, 2013; Пучковский, Буйновская, 2013).

Животные, обитающие в биотопах, измененных человеком, иногда включают в сферу своей активности объекты и события антропогенного происхождения. За счет этого они расширяют ресурсный и пространственный компоненты своей экологической ниши. Внешняя информация абиогенной и

биогенной природы ассимилируется особями и популяциями хищных млекопитающих, оказывая влияние на их поведение. Так, обитая в среде, измененной антропогенным воздействием, лесная куница ведет себя как *ситуативный комменсал* обыкновенной лисицы. Это происходит потому, что обыкновенная лисица способна лучше, чем лесная куница, адаптироваться к антропогенной среде обитания (Мозговой и др., 1998; Владимирова, Мозговой, 2006а; Владимирова, 2010и, 2011ж, 2012а, 2012м). Интенсивный информационный обмен с внешней средой, свойственный лисицам обыкновенным, обеспечивает их успешное выживание в урбанизированных пригородах Самары (Мозговой, 1986в, 2005б; Владимирова, 2004а, 2010и, 2011г, 2011ж; Владимирова, Мозговой, 2002б; 2005; Склюев, Владимирова, 2009 и др.). Успешное выживание в ландшафтах, измененных человеком, характерно для животных этого «антропотолерантного» вида (Большаков, Корытин, 2012, с. 7) из-за ряда этологических и зоопсихологических особенностей, а также общей эврибионтности и полифагии (Владимирова, 2004а и др.).

Инвариантность содержательных аспектов информационного сообщения по отношению к «природе» информационных носителей (Шеннон, 1963а, 1963б) позволяет изучать воздействие внешней среды на особь с помощью анализа ее поведенческих ответов. В целом, количественный подход к изучению поведенческой активности особей в природных биотопах дает возможность оценить информационные обстоятельства использования ресурсов и условий среды обитания животными. Появляется возможность «взглянуть» на информационные процессы, происходящие в зооценозах, в сравнительном аспекте (Мозговой, 2005а).

Теория информационно-знакового поля была сформулирована самарским зоологом Д. П. Мозговым (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992) как продолжение идей Н. П. Наумова – профессора кафедры зоологии позвоночных Московского госуниверситета им. М. В. Ломоносова (Наумов, 1973а; Наумов и др., 1981). Н. П. Наумов отметил, что следы жизнедеятельности зверей оказывают «канализирующее влияние» на поведение конспецификов (и гетероспецификов экологически близких видов), проявивших активность в этих биотопах позднее (Никольский, 2003). Особенно важно, что некоторые из таких следов активности зверей сохраняются и воспроизводятся в ряду поколений (Наумов, 1977б; Ванисова, Никольский, 2012; Никольский, 2013; Михеев, 2013 и др.).

Опираясь на идеи Н. П. Наумова, Д. П. Мозговой высказал ряд новаторских предложений. В частности, он предложил рассчитывать в количественной форме интенсивность информирующего влияния внешней среды, – на основе учета двигательных реакций животных, проявленных ими по ходу восприятия сигналов поля (Мозговой, 1980, 2005а). В качестве сигналов Д.

П. Мозговой предложил рассматривать как биогенные, так и абиогенные объекты среды обитания, ассоциированные с двигательными актами зверей. Факты восприятия животными внешних объектов можно распознать по следам жизнедеятельности, сохранившимся на грунте (Мозговой, Розенберг, 1992). Была теоретически обоснована информационная (Мозговой и др., 1998; Мозговой, 2004) и, в частности, знаковая природа биогенных полей такого рода (Владимирова, 2001, 2002в; Мозговой, Владимирова, 2002; Vladimirova, Mozgovoy, 2003), которые стали называть информационно-знаковыми полями (Владимирова, 2004а; Мозговой, 2004; Владимирова, Мозговой, 2005; Фокина, 2006; Склюев, 2010).

Информационно-знаковое поле представляет собой среду обитания, в которой млекопитающие реализуют процессы жизнедеятельности, в результате чего среда приобретает структуру, то есть становится функционально неоднородной для дальнейшего использования (Vladimirova, 2009). Информационно-знаковое поле предлагается изучать на основе анализа двигательных реакций самих животных, различимых по их следам (Мозговой, 1980, 2005а). Биологическое сигнальное поле, как оно было описано Н. П. Наумовым (1973а, 1977б и др.), является коммуникативной составляющей частью информационно-знакового поля в понимании Д. П. Мозгового (2005а), причем деятельность животных в информационно-знаковом поле возобновляет и повышает его коммуникативный потенциал (Vladimirova, 2009). В когнитивной схеме информологии информационно-знаковое поле может быть понято как совокупность информационных ресурсов экосистемы, выявляемая на основе поведенческих реакций животных, для которых эти ресурсы представляют адаптивное значение. С точки зрения кибернетики как науки об управлении, информационно-знаковое поле представляет собой многокомпонентную систему комплексной (биогенной и абиогенной) природы, факторы которой организуют поведение животных (Мозговой, 2004, 2005а, 2005б, 2005в).

Таковы организационные принципы и теоретические обоснования исследований, результаты которых описаны в этой книге.

В ходе данной работы основное значение придавалось получению оригинального фактического материала и его подаче в соответствии с требованиями научной объективности. Обращали внимание на возможность воспроизведения результатов другими исследователями по описанным здесь методам (Hurlbert, 1984; Harvey, Pagel, 1991; Weiner, 1995; Heffner et al., 1996; Harvey, Pagel, 1991; Ford, 2002; Belovsky et al., 2004). Необходимость проведения междисциплинарных исследований (еще одно требование современной науки) побуждала привлекать к экологической работе также зоопсихологические постулаты. Были проведены и традиционные экологические изыскания в региональном варианте. Автор надеется, что

множество библиографических ссылок, включенных в текст, позволит читателям использовать книгу в качестве справочника по информационным аспектам взаимодействия зверей со средой обитания.

В данной книге изложены модельные обобщения, позволившие, на базе материалов зимних троплений, однозначно формализовать и описать активность зверей в природных местообитаниях (Владимирова, 2012д, 2013а; Владимирова, Морозов, 2014). В состав элементов формализма входят параметры поведения и функциональные связи его детерминант (Владимирова, Мозговой, 2006б; Владимирова, Морозов, 2014). Реализация поведения, имеющего приспособительный характер, обычно сопровождается получением и использованием средовой информации, а также генерацией новых сведений о состоянии адаптирующейся особи, процессе и результатах ее жизнедеятельности (Владимирова, 2013в; Владимирова, Савинов, 2013).

Помимо исследования информационных аспектов взаимодействий хищных зверей, обитающих в Средней полосе России, с внешней средой, уделено внимание решению ряда традиционных экологических задач. Изучены особенности адаптации млекопитающих модельных видов отряда Carnivora (Хищные) к обитанию в среде, трансформированной человеком. Исследована приуроченность активности зверей к тем или иным стациям обитания. Раскрыты особенности кормопоискового, территориального и защитного поведения, использования укрытий и убежищ.

Выявлены особенности взаимодействий особей со средой обитания, наблюдаемые во внутрипопуляционных группировках. Проведен анализ индивидуально-типологических закономерностей адаптивного поведения куниц в антропогенной среде обитания. Выполнено исследование информационного аспекта поведения лесной куницы в период ранневесеннего оживления активности. Рассмотрено отношение животных модельных видов к информации антропогенного происхождения. Проведено исследование особенностей сосуществования лисицы обыкновенной и собаки домашней в пригородных биотопах Самары. Получены и обработаны данные по динамике биоценотических предпочтений животных, наблюдаемой по мере нарастания антропогенной трансформации природы. Проведено изучение информационных аспектов коммуникативного и подражательного поведения. Выполнено исследование информационного обеспечения внутрипопуляционных и межвидовых отношений. Разработаны методы учета интенсивности поведенческой мотивации, субъективной новизны и комфортности среды обитания.

Метод зимних троплений не исчерпал своих возможностей. Полевой материал, полученный в результате троплений, – богатейший источник экологической информации. Изучение животных, обитающих в трансформированных «антропогеном» биотопах, выявляет пределы их

толерантности. Появляется возможность разрабатывать эффективные мероприятия экологического мониторинга. Кроме того, исследования, проведенные методом троплений, а также сопутствующие им натуралистические размышления, способствуют развитию природоохранного мировоззрения, что особенно актуально в настоящее время в связи с нарастающим экологическим кризисом.

ГЛАВА 1

РОЛЬ ИНФОРМАЦИИ В ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (ОБЩИЕ ВОПРОСЫ)

1.1. Актуальность информационного подхода к исследованию экологических объектов

Информационные процессы как условие эффективной активности самоорганизующихся систем. Труды по информологии, наиболее существенные для экологических исследований

Информационный подход к исследованию экологических объектов актуален. Это положение может быть аргументировано по ряду направлений.

В общетеоретическом плане системный подход, примененный к изучению экологических объектов (Tansley, 1935; Vogt et al., 1997; McKie et al., 2008 и др.), характеризует состояние современной экологической парадигмы (Одум, 1986; Pickett et al., 1992; Гиляров, 1998; Розенберг, Смелянский, 1997; Розенберг, Мозговой, Гелашвили, 1999, 2000; Ulanowicz, 2000; Kingsland, 2005 и др.). Взгляд на природу экосистем «сквозь призму» вопросов теории информации, возникший в середине XX века (Simpson, 1949; Margalef, 1958, 1963 и др.), не утратил своей актуальности (Orloci, 1971; Gatlin, 1972; Eigen, 1976; Свирежев, Логофет, 1978; Мозговой, 1980, 2005а; McNaughton, Coughenour, 1981; McIntosh, 1985; Лекявичюс, 1986; Haken, 1987, 1990; System …, 1987; Weber et al., 1988; McIntosh, 1985; Weber, 1991; Pickett et al., 1992; Müller, 1997; Burnham, Andersen, 1998; Розенберг и др., 1999; Maynard Smith, 2000; Cabanac, Russek, 2002; Kingsland, 2005; Ulanowicza et al., 2009 и др.).

Теоретическая рефлексия в области экологии как науки, изучающей «общие закономерности функционирования экосистем различного иерархического уровня» (Реймерс, 1990, с. 592), возможна через обращение к аксиомам, сформулированным в рамках общей теории систем (Богданов, 1925; Малиновский, 1960; Беклемишев, 1964; Smale, 1967; Bertalanffy, 1968; Берталанфи, 1969; Тахтаджян, 1971, 1972; Spuge, 1986; Мельников, 1978; Урманцев, 1988; Розенберг и др., 2002а, 2002б и др.). Современная наука предполагает использование системного принципа при исследовании сложных самоорганизующихся явлений (Haken, 1980; Малинецкий, 1997 и др.). К подобным явлениям относится устойчивость как свойство популяций и биогеоценозов, а также адаптационная способность живых организмов (Bernard, 1859; Cannon, 1932; Кастлер, 1960; Малиновский, 1960; Берталанфи, 1969; Бонгард и др., 1975; Коган и др., 1977; Анохин, 1978а; Флейшман, 1982;

Розенберг и др., 1999; Ланкин, 2009; Hassenstein, 1967; Bischof, 1968; Morse, 1980; Logofet, 1993; Соколов, Ильичев, 1996; Burnham, Andersen, 1998; Богданов, Васин, 2002; Cordeschi, 2002; Виноградов и др., 2003; Kawamura, 2006 и др.).

Экосистемы имеют признаки сложных систем, характеризующихся количеством информации, которое в них заключено (Shannon, 1948; Simpson, 1949; Wiener, 1948; Shannon, Weaver, 1963; Шеннон, 1963б; Винер, 1968; Урсул, 1971; Pielou, 1975, 1984; Blew, 1996; Горшков и др., 2002 и др.). В частности, экосистемы характеризуются информацией о видовом разнообразии (Simpson, 1949; Margalef, 1958, 1963; Левич, 1980; Одум, 1986; Нинбург, 2005; Розенберг, 2010 и др.). Таким образом, подобно иным сложным системам, экосистемы управляются и достигают устойчивости на основе информации, полученной ими при взаимодействии с системами более высокого уровня (Богданов, 1925; Wiener, 1948; Колмогоров, 1972; Федоров, 1974; Наумов, 1977в; Свирежев, Логофет, 1978; Ляпунов, 1980; System …, 1987; Logofet, 1993; Саранча, 1997; Новосельцев, 1989; Пригожин, Стенгерс, 2003; Хакен, 2003; Чернавский, 2004 и др.).

Группа животных как самоорганизующаяся система (Панов, 1984 и др.) может быть охарактеризована как по степени неупорядоченности, имеющейся на данный момент, так и по потенциальной способности этой системы противостоять энтропии. Выраженное с помощью формулы Шеннона (Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1963), состояние системы, связанное с вероятностью наступления упорядочивающего события, может принимать значения от 0 (полная детерминированность) до 1 (полная хаотичность) (Курятов, Рожнов, 1990; Мятлев и др., 2009). Управление в популяциях осуществляется по принципам обратной связи (DeAngelis et al., 1986 и др.).

Особь млекопитающих, адаптирующаяся к динамическим условиям внешней среды, представляет собой систему, «принимающую решения» (т. е. систему, способную выбирать из альтернатив) (Заславский, 1970; Ловицкий, 1970; Братко, Вельков, 1973; Флейшман, 1982; Шоломов, 1989; Tietz, Wild, 2006 и др.). Посредством регуляции, базирующейся на полученной информации, она проявляет устойчивость, надежность, живучесть, пластичность, управляемость со стороны систем более высокого уровня и связь с ними (Ashby, 1956; Шеннон, 1963; Ляпунов, Яблонский, 1964; Шмальгаузен, 1968; Месарович и др., 1973; Антономов, 1977; Братко, Кочергин, 1977; Наумов, 1977б; Корогодин, 1983; Владимирский, 2000; Мозговой, 2005а; Ильичев, 2009; Владимирова, 2010з; Animal …, 2013 и др.). Есть смысл рассмотреть эти утверждения подробнее.

Цель экологии – выявление принципов, определяющих взаимоотношения живых организмов со средой обитания, с их последующим практическим применением (Andrewartha, 1961; Макфедьен, 1965; Одум, 1986; Blew, 1996;

Cabanac, Russek, 2000; Chapin et al., 2002; Нинбург, 2005 и др.). Основные положения системного подхода, описывающие закономерности взаимодействия живого объекта и внешней среды, следующие. Поскольку внешняя среда превосходит объект по мощности и разнообразию своих воздействий (Sherrington, 1906), объект, ради сохранения достигнутого уровня организации, должен быть ей адекватен по своим характеристикам (Шмальгаузен, 1960, 1968; Уоддингтон, 1970; Флейшман, 1982 и др.). Динамика внешней среды приводит к необходимости многократных переходов объекта из равновесного состояния в неравновесное (Украинцев, 1972; Глушков, 1987; Бесекерский, Попов, 2004 и др.). Взаимодействие объекта с внешней средой, включая получение материи и энергии, обеспечивается процессами самоорганизации (Эшби, 1959; Пригожин, 1991; Чернавский, 2001; Хакен, 2003; Ильичев, 2009 и др.). Активность самоорганизующейся системы индуцирует процессы восприятия и воспроизведения информации – как между «внутренними» частями объекта, так и между объектом и его окружением (Кастлер, 1960, 1967; Эшби, 1966; Урсул, 1971; Мазур, 1974; Урываев, 1975; Кочергин, Цайер, 1977; Дубровский, 1980; Корогодин, 1991; Мозговой, Розенберг, 1992; Пригожин, Стенгерс, 2003; Татров, 2006; Ulanowicza et all, 2009 и др.). Таким образом, исследование роли и особенностей информационных процессов, имеющих место в экологических системах, является актуальной проблемой современной экологии.

Экология как наука об экологических системах различного уровня организации (Tansley, 1935; Margalef, 1963; Odum, 1971; May, 1973; Blew, 1996 и др.), и кибернетика как теория управления сложными системами и теория связи (Богданов, 1925; Wiener, 1948; Ashby, 1956; Колмогоров, 1965; Глушков, 1987 и др.), обнаружили множество точек соприкосновения (Mittelstaedt, 1956; Stanley-Jones D., Stanley-Jones K., 1960; Гаазе-Рапопорт, 1961; Bischof, 1968; Цетлин, 1969; Oettinger, 1969; Hummell, Biederman, 1992; Cordeschi, 2002; Редько, 2007 и др.). Относительно новая научная дисциплина, биокибернетика, к настоящему времени уже успела обрасти историей (Rothschuh, 1972; Engelberg, Boyarsky, 1979) и обрести классические формулировки основных понятий (Drischel, 1972; Антономов, 1977; Коган и др., 1977; Niemeyer, 1977; Lexikon …, 1981).

«Экосистемы являются кибернетическими системами», поскольку «характеризуются координацией, регуляцией, коммуникацией и контролем взаимоотношений, имеющих место между живыми организмами и внешней средой» (McNaughton, Coughenour, 1981, p. 985). При достижении критических значений, характеризующих элементы и связи между ними, устойчивость (стабильность) систем, достигаемая кибернетическим управлением, ограничивается (Gardner, Ashby, 1970; Ляпунов, 1980). Это же касается и экосистем (Patten, 1959; Patten, Odum, 1981; Новосельцев, 1989; Weber, 1991;

Logofet, 1993; Dambacher et al., 2003; Keller, 2005 и др.). При динамике внешних условий «организм меняет режим функционирования ради сохранения структуры, а сообщество манипулирует структурой ради сохранения функции» (Керженцев, 2006, с. 94). Подобная точка зрения высказывалась неоднократно (Ковда, 1971; Шкорбатов, 1971, 1982; Федоров, 1974; Бугровский, 1992 и др.). Ключевую роль в управлении сложными системами, будь то особь, популяция или сообщество, играют процессы, связанные с использованием информации (Ashby, 1956; Margalef, 1963; Розенберг и др., 1993, 1999, 2002а, 2002б и др.).

Изучение зооценозов предполагает анализ информационной составляющей материально-энергетических взаимодействий зверей со средой обитания, а также внимание к адаптивным стратегиям, осуществляемым животными на основе полученной информации (Shannon, 1948; Rosenblatt, 1958; Margalef, 1959; Minsky, Papert, 1969; Наумов, 1977а, 1977б, 1977в; Чораян, 1981; Розенблют и др., 1983; Базыкин, 1985; Колмогоров, 1987; Корогодин, 1991; Мозговой, Розенберг, 1992; Беркович, 1993; Cabanac, Russek, 2000 и др.). В целом, «…язык, используемый для описания поведения систем, – это язык теории обработки информации и теории целенаправленного действия (принятия решений, управления)» (Месарович, Такахара, 1978). Таким образом, наряду с понятием адаптации, исходным тезисом данной работы является понятие информации.

К настоящему времени «биологические аспекты информации» рассмотрены в ряде обобщающих статей и монографий (Pierce, 1958; Morris, 1964, 1971; Кастлер, 1967; Шмальгаузен, 1968; Украинцев, 1972; Sibeok, 1972, 1976, 2001; Наумов, 1973, 1977; Серавин, 1973; Урсул, 1973; Седов, 1976; Симкин, 1976; Коган и др., 1977; Тембрук, 1977; Сетров, 1978; Панов, 1980; Чораян, 1981; Kull, 1993, 1998, 2000; Корогодин, Корогодина, 2000; Моррис, 2001а, 2002б; Чернавский, 2001; Uexkull, 2001; Горшков и др., 2002; Розенберг и др., 2002а; Пригожин, Стенгерс, 2003; Пинкер, 2004 и др.).

«Информация как ресурс, наряду с энергетическими и материальными ресурсами, занимает ключевое место в процессе существования экосистем» (Городецкий, 2003), причем данный ресурс обеспечивает сохранение структуры системы, а также связь и управление (Винер, 1968). Сложность экосистем ассоциирована с общим количеством содержащейся в них информации (Братко, Вельков, 1973; Левич, 1980; Уиттекер, 1980, 2004; Колмогоров, 1987; Розенберг, 2010 и др.). Для успеха адаптации млекопитающих имеет значение информационная избирательность и смысловое (ценностное) содержание информации, полученной ею при взаимодействии с системой более высокого уровня (Ashby, 1956; Бонгард и др., 1975; Розенблют и др., 1983; Мозговой, 2005а и др.), которое также может быть выражено количественно (Харкевич, 1960).

Проблемы получения, сохранения и использования информации организмами и их системами рассматриваются в трудах по информологии, синэргетике, кибернетике и теории знака (Полетаев, 1958, 1970; Нейман, 1960; Шеннон, 1963; Колмогоров, 1965; Ветров, 1968; Винер, 1968; Степанов, 1971; Мазур, 1974; Урсул, 1975; Мельников, 1978; Сойфер, 1985, 1996, 2007; Мелик-Гайказян, 1998; Пирс, 2000; Моррис, 2001а, 2001б; Мечковская, 2004; Бриллюэн, 2006; Татров, 2006 и др.). Тем не менее, свойства и функции информации, обеспечивающей адаптацию млекопитающих, исследованы недостаточно: как для осуществления экологического мониторинга, так для построения комплексной экологической концепции (Антономов, 1977; Розенберг и др., 1999, 2000, 2002а, 2002б; Мозговой, 2004; Михеев, 2013; Поярков, 2013 и др.). Это объясняется сложностью информационных аспектов поведения животных, а также междисциплинарной природой проблемы, «локализованной» на пересечении экологии, этологии, физиологии животных, зоопсихологии, кибернетики, семиотики и информологии (Ashby, 1956; Берг, Черняк, 1966; Братко, Кочергин, 1977; Новосельцев, 1989; Мелик-Гайказян, 1998; Владимирова, 2001, 2002в; Мозговой, Владимирова, 2002; Vladimirova, 2009 и др.).

1.2. Информация как атрибут экологических систем

Актуализация смыслового и формального аспектов в определении понятия «информация». Свойства информации. Различие процессов создания и обнаружения информации. Зоопсихологические аспекты получения информации

Понятие «информация» – многомерно. В различные периоды развития науки актуальными были разные контексты использования этого термина (Харкевич, 1960; Шеннон, 1963б, Дубровский, 1980; Чораян, 1981; Корогодин, 1983, 1991; Мелик-Гайказян, 1998; Попов и др., 2000; Горный, 2001; Чернавский 2001 и др.). Есть точка зрения, предполагающая, что наиболее продуктивный, исследовательский взгляд на какую-либо научную проблему «требует не отбрасывать те определения и понятия, которые не согласуются с постулатами автора, а терпеливо наблюдать то, что существует в научном употреблении, – различные, иногда противоречащие друг другу определения и понятия, систематизировать их, вскрыть стоящую за ними систему небольшого числа исходных постулатов» (Степанов, 1967, с. 73). Эти рекомендации применимы к исследованию информационных аспектов функционирования экологических систем (табл. 1).

Различными определениями понятия «информация» начинается большинство трудов по информологии (Чораян, 1981; Мелик-Гайказян, 1998; Чернавский 2001 и др.). Современная философия предлагает принимать во

внимание смысл слова по его употреблению в тексте (Витгенштейн, 2005). В текстах по информологии понятие «информация» часто употребляется для обозначения различных понятий: 1) «сведения»; 2) «знаковая форма». Первое отражет семантическую проблематику информационных явлений, второе – синтаксическую (Степанов, 1971, 1999; Sebeok, 1972, 1976, 2001; Дубровский, 1980; Чораян, 1981; Янковский, 2000; Эко, 2004). «Понятие информации фиксирует и содержание информации, и ее кодовую форму. Это дает возможность в едином концептуальном плане отразить и свойства содержания (семантические и прагматические аспекты информации), и свойства того материального носителя, в котором воплощена данная информация» (Марютина, Ермолаев, 1997, с. 21). Некоторые исследователи вкладывают в понятие «информация» значение движения от воспринятой формы к содержанию, подчеркивая активность особи в процессе усвоения и переработки информации (Степанов, 1971; Соссюр, 1977; Мельников, 1978; Мозговой, 1990; Якобсон, 1996; Владимирова, 1999, 2001; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Эко, 2004; Савин, 2006 и др.).

Таблица 1

Некоторые аспекты информологии, соответствующие предмету и проблематике экологии как науки

Предмет и проблематика экологии как науки	Соотвествующие аспекты теории информации
Экология – это наука, изучающая отношения между живыми организмами и окружающей средой (Haeckel, 1866, цит. по: Очерки…, 1970)	Степень разнообразия элементов сложной системы может быть определена количественно (Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1963)
Экология исследует феномены разнообразия и распределения видов (Andrewartha, Birch, 1954 и др.)	Биологическое разнообразие экосистем поддается измерению (Margalef, 1958, 1963; Simpson, 1949; Pielou, 1975 и др.)
Аутэкология изучает физиологические характеристики организмов, обеспечивающие их выживание при определенных условиях (Шилов, 1961, 1984; Шварц, 1969; Большаков, 1972 и др.)	Возможно измерение числа состояний во множестве всех возможных (Колмогоров, 1936, 1965). Информация обладает способностью отражать не только разнообразие, но и степень организации системы (Ashby, 1956). Информация и энтропия выражаются одних и тех же единицах – битах (Бриллюэн, 2006).
Экология животных, в числе прочих вопросов, изучает поведенческие характеристики особей, позволяющие достичь оптимальной адаптации (Мантейфель, 1980; Северцов А.Н.,	Информация представляет собой сведения, снимающие неопределенность, имевшую место до их получения (Wiener, 1948). Ценность информации представляет собой приращение веро-

1982; Панов, 1983а и др.)	ятности достижения цели (Харкевич, 1960). Возможно исследование синтаксических, семантических и прагматических сторон сообщения (Morris, 1971а, 1971б). Информация обеспечивает опережающее отражение (Анохин, 1996)
Популяционная экология изучает динамику численности и демографию популяций (Элтон, 1960; MacArthur, Pianka, 1966), их пространственную структуру (Шварц, 1980 и др.), гомеостаз (Cristian, Davis, 1954 и др.)	Возможность измерения алгоритмической хаотичности или упорядоченности какой-либо сложной системы (Колмогоров, 1972; Свирежев, Логофет, 1978). Информация в сложных системах обеспечивает связь и управление (Wiener, 1948)
Экология поставляет знания, необходимые для организации охраны окружающей среды и преодоления глобального экологического кризиса (McIntosh, 1985; Noss, 1992; Report…, 1992 и др.)	Информация является мерой организации системы (Шеннон, 1963; Ляпунов, 1980), связана с процессами управления и обеспечивает эффективность целенаправленных действий (Колмогоров, 1965, 1987 и др.).

Многоообразие определений информации отражает множество практических целей, ради которых они формулировались. Кроме того, отсутствие общепризнанного определения ключевого понятия соответствует статусу информологии как молодой дисциплины, обладающей высоким творческим потенциалом (Мельников, 1978; Чернавский, 2001; Владимирова, 2001; Эко, 2004 и др.). Есть точка зрения, при которой полагается, что понятие «информация», наряду с понятиями «материя» и «энергия», является «первичным понятием мира» и поэтому не может быть определено вообще (Орлов, Филиппов, 1976; Корогодин, 1983; Татров, 2006 и др.).

Для определения понятия «информация» обычно формулируют ее основные свойства: 1) информация представляет собой сведения (знания) об окружающем мире, которых не было до ее получения или приобретения путем исследования; 2) получение информации системой увеличивает степень упорядоченности системы; 3) информация не материальна, но проявляется в форме материальных носителей дискретных знаков или в первичных сигналах; 4) информация – это форма связи между источником сообщения и реципиентом (приемником); при этом, знаковые объекты и сигналы несут информацию только для тех пользователей, которые способны распознать эти сведения среди информационного шума (Wiener, 1948; Morris, 1964, 1971; Чораян, 1981; Реймерс, Яблоков, 1982; Корогодин, 1983; Мозговой, Розенберг, 1992; Янковский, 2000; Владимирова, 2001; Моррис, 2001а, 2001б; Чернавский, 2001; Султанов и др., 2005). Определяя информацию, также указывают на следующие ее свойства: 5) способность отражать разнообразие, организацию (Эшби, 1959;

Винер, 1960; Чораян, 1981); 6) возможность быть преобразованой (6) (Нейман, 1960; Мазур, 1974); 7) возможность быть измеренной количественно, независимо от формального выражения (Шеннон, 1963; Марков и др., 1983); 8) инвариантность по отношению к физической природе носителей (Шеннон, 1963; Дубровский, 1980; Корогодин, Корогодина, 2002). Кроме того, информация обладает следующими свойствами: 9) актуализирует взаимодействия, возникающие при контакте двух систем (Амосов, 1965; Чораян, 1981; Мозговой, 1990); 10) неразрывно связана с процессами управления (Колмогоров, 1965, 1987); 11) участвует в обеспечении целенаправленных действий (Корогодин, Корогодина, 2000); 12) обладает способностью придавать существованию явлений несвойственную им материальную форму (Серавин, 1973). Более подробный анализ содержания понятия «информация», который может оказаться продуктивным для целей экологического исследования, содержится в работах И. В. Мелик-Гайказян (1998) и Д. С. Чернавского (2001).

Разработки Клода Шеннона в области определения количества информации при различной вероятности сообщений, связавшие характеристики информации и энтропии (Шеннон, 1963; Бриллюэн, 2006), позволили считать информацию мерой организации системы (Винер, 1968). Идеи К. Шеннона получили отклик в работах биологов (Pielou, 1975; Коган и др., 1977; Свирежев, Логофет, 1978; Чораян, 1981; Мозговой, 1990; Корогодин, Корогодина, 2000; Горшков и др., 2002). Ценность (полезность) информации определяется в кибернетике как «приращение вероятности достижения цели» (Харкевич, 1960).

«Полезность информации предполагает существование некоторого объекта, который может этой информацией воспользоваться. Очевидно, что именно по отношению к такому объекту имеет смысл понятие «цель»: ведь то, что для такого объекта является целью его целью его деятельности, для других может быть совершенно ненужным. Информация же, точнее, ее полезность, связана не с выбором цели, а с ее достижением: на выбор конечной цели или на целеполагание сама по себе информация влиять не может. Таким образом, можно сказать, что полезность информации определяется возможностью ее использовать для достижения какой-либо цели» (Корогодин, Корогодина, 2000). Такого рода соображения, разделяемые автором этой монографии, подтверждают расположение иерархических уровней в структуре поведенческого процесса млекопитающих (рис. 2). В соответствии с этой структурой, функциональная форма активности, ассоциированная с целью жизнедеятельности особи на данном этапе ее существования, поставлена выше ситуативных единиц поведения, связанных с внешними объектами, несущими информацию.

Общие представления об информационных атрибутах, присущих любой системе, могут быть использованы для характеристики информационных

аспектов экологических систем, в частности, «знакового поведения» особи (термин Ч. Морриса: Моррис, 2001б, с. 131), – реагирования под влиянием знакового объекта среды. Такое поведение «открыто для объективного изучения» (там же). Под «знаковым поведением» животных также предлагается понимать их адаптивную активность по осуществлению «зафиксированного в памяти варианта, случайно выбранного из нескольких возможных и равноправных» (Кастлер, 1968). Знаковым поведением является и активность особи в информационно-знаковом поле (Vladimirova, 2009).

При изучении информационных взаимодействий живых объектов с внешней средой основное значение имеет ряд представлений, которые здесь будут рассмотрены детально. Информация представляет собой сведения об окружающем мире, полученные объектом, снимающие неопределенность, существующую до их получения (Шеннон, 1963; Чораян, 1981; Мозговой, 1990; Корогодин, Корогодина, 2002; Бриллюэн, 2006; Татров, 2006 и др.). Под «неопределенностью» понимается равновероятная возможность дальнейших событий, имеющих значение для объекта (Шеннон, 1963). Организм, «открывая или закрывая входные каналы информации», способен управлять состоянием информационной неопределенности; при этом он либо увеличивает скорость, с которой доводится внешняя информация, либо уменьшает ее, переходя к внутренним формам регуляции (Прибрам, 1975, с. 239; Владимирский, 2000; Владимирова 2013в).

Общепризнанным является определение информации, понимаемой в качестве сведений, снимающих неопределенность, – после пассивного получения этих сведений или активного, специально организованного исследования (Чароян, 1981). Особенность этого определения, существенная для решения экологических задач, заключается в акцентировании роли объекта, получающего или добывающего сведения для своей дальнейшей адаптации. При этом следует учитывать, что «сама по себе информация пассивна» (Корогодин, Корогодина, 2000, с. 82), поскольку представляет собой «энергетически слабое взаимодействие» «при сигнальном, а не силовом воздействии» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 115). Определение позволяет говорить об объекте, вступившем во взаимодействия с внешней средой, как о субъекте (Новейший…, 1999, с. 275), подчеркивая роль его инициативы при получении, розыске или игнорировании внешних сведений. Реципиент информации, способный к «первичной активности во внешней среде» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 8), обладающий адаптивным поведением и избирательной перцепцией, – это особь.

Понятие «особь» предполагает наличие у живого организма видовых, возрастных, половых и индивидуальных признаков (Новиков, 1953, 1976), которым соответствует набор «предсуществующих информационных программ» (Корогодин, Корогодина, 2000, с. 80). При таком подходе к

экологическому объекту предполагается внимание исследователя к онтогенезу особи, возможность ее обучения, способность к поддержанию гомеостаза и толерантности, наличие у нее памяти, направленности жизнедеятельности на решение актуальных биологических задач, связанных, в первую очередь, с выживанием и репродукцией (Rosenblatt, 1958; Антономов М. Ю., 1973; Антономов Ю. Г., 1977; Ляпунов, 1980; Владимирова, Мозговой, 2004).

Содержательная оценка информации (Peirce, 1958; Morris, 1964, 1971), проблемы кода, значения, ценности и смысла (Степанов, 1971; Бонгард и др., 1975; Харкевич, 1980; Чораян, 1981; Мозговой, Розенберг, 1992 и др.) не могут быть рассмотрены без учета характеристик особи, прежде всего, свойств перцептивных каналов, уровня актуальной мотивации и содержаний памяти (Анохин, 1996; Владимирова, 2009а, 2009в). Управляющая (кибернетическая) функция информации, «работающая» в живых объектах организменного уровня, обеспечивает их адаптацию, в частности, с помощью «опережающего отражения» (Анохин, 1968), приспособления к «случайностям» окружающей среды (Северцов, 1967; Чораян, 1981; Мозговой, 1990), решения внезапно возникающих задач (Корогодин, Корогодина, 2000). Упомянутые выше психобиологические особенности организма, вступающего во взаимодействия с внешней средой с целью адаптации (в том числе, с целью получения информации), отражены в следующем определении: «информация – это связи, установленные между воздействием и реакцией на него, причем эта связь либо сразу заложена в «конструкции» организма (безусловный рефлекс), либо она устанавливается в процессе обучения» (Савин, 2006).

Таким образом, теоретическое абстрагирование, использующее, в качестве аксиомы, определение информации как «сведений, являющихся объектом сбора, накопления и переработки» (Новейший…, 1999, с. 274), предполагает первоначальное внимание к информационным процессам, характерным для отдельной особи. При таком подходе особь выступает «инструментом», с помощью которого возможно исследование количества информации – сведений, хранящихся и актуализирующихся в экосистемах надорганизменного уровня (Мозговой, 1985, 1990, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Розенберг, Мозговой, 2003; Vladinirova, Mozgovoy, 2003).

Понятие «информация» позволяет говорить о сведениях, циркулирующих в экосистемах надорганизменного уровня, включая сведения о состоянии популяций, через «призму» исследования поведения особи (Chitty, 1957; Ляпунов, Стебаев, 1964; Наумов, 1977б; Шилов, 1977; Курятов, Рожнов, 1990; Мозговой, 1990, 2004; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Розенберг, Мозговой, 2003). Изучение поведения животных «позволяет получать надежные популяционные характеристики, по существу не отличающиеся от традиционных морфофизиологических и биохимических признаков – маркеров генотипического состава» (Яблоков, 1987, с. 235).

«Поведенческой будем называть информацию, лежащую в основе поступков, контролируемых особенностями нервной системы, которые формируются временно, под влиянием жизненного опыта или процессов научения, например, путем подражания родителям или другим сородичам» (Корогодин, Корогодина, 2000, с. 16). Поведенческая информация играет важную роль в функционировании популяций (Наумов, 1973; Wilson, 1975; Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1977; Shilov, 1988; Мозговой, 1990), как самоорганизующихся систем (Пригожин, Стенгерс, 2003), обеспечивая их динамическую устойчивость (Шварц, 1969, 1971; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Розенберг и др., 1999 и др.).

Наряду с исследованием информации, воспринятой, закодированной, переданной и переработанной в процессе адаптивного поведения отдельной особи, в современной экологии уделяется внимание биологически значимой информации, хранящейся в экосистемах, безотносительно к поведению особи (Margalef, 1958, 1963; Горшков и др., 2002; Розенберг, Гелашвили, Мозговой, 2002; Ulanowicza et al., 2009).

Рассмотренное выше определение информации как сведений, снимающих неопределенность, подчеркивает значение активности адаптирующегося информируемого объекта. Приспосабливаясь к среде обитания, объект индуцирует взаимодействия со своим окружением, влияя на хаотические свойства среды и ее энтропию (Урсул, 1975). Условия информационной активности живых систем надорганизменного уровня позволяют принять определение Н. Винера, который указывал, что понятие «информация» служит для обозначения «содержания, полученного из внешнего мира» «в процессе приспособления» к этому «внешнему миру» (Винер, 1968).

Принято считать, что особи получают информацию об окружающем мире в результате «психического отражения» (Фабри, 1976; Леонтьев, 1994; Чернавский, 2001), «которое по своему содержанию является высшей формой отражения объективной реальности» (Фабри, 1976, с. 5). Информационная парадигма в психологии позволяет построить единую универсальную теорию психических процессов (Веккер, 1974). «Отражение» заключается в «способности объектов воспроизводить с различной степенью адекватности признаки, структурные характеристики и отношения других объектов» (Краткий…, 1985, с. 226). Психическое отражение, необходимое для организации взаимодействия особи с внешней средой, имеет следующие особенности: имеет субъективную форму, дано отражающему субъекту в виде переживаний, порождает психический образ (Фабри, 1978, 1983, 1993; Леонтьев, 1994; Филиппова, 2004 и др.).

Понятие «информация» включает в себя и содержание информации, и ее кодовую форму, хотя само содержание информации относительно свободно от «субстратно-энергетических и пространственно-временных свойств кодовых

носителей информации» (Марютина, Ермолаев, 1997, с. 21). Особенности восприятия живыми объектами материальных носителей информации (т. е. особенности восприятия формы) оказывают влияние и на распознавание содержательных аспектов информации (Köhler, 1925; Neisser, 1967; Хайнд, 1975; Лакан, 1995; Гусев, 2007). Независимость содержания информации от материального субстрата носителя при цифровом способе кодирования выражена в большей мере, чем при аналоговом (Kull, 2000; Методы…, 2003; Эко, 2004 и др.). Таким образом, в связи с проблемами психофизиологии восприятия, есть смысл рассмотреть наиболее общие аспекты использования внешней информации млекопитающими, существенные для решения экологических задач.

В результате использования полученной информации млекопитающие создают адаптивную модель реальности. С нашей точки зрения, употребление выражения «моделирование реальности» для обозначения когнитивной деятельности животных (по комплексной переработке внешней информации) более оправдано, чем употребление выражения «отражение реальности» (Владимирова, Мозговой, 2004). Под «моделью реальности», созданной психической деятельностью особи млекопитающих, понимается внутренняя репрезентация окружающей среды и собственного поведения (Schachter, 1964; Мельников, 1978; Dennett, 1983; Мак-Фарленд, 1988; Анохин, Судаков, 1993; Толмен, 1997; Cognitive…, 1997; Hobbs et al., 2002).

В отличие от отражения, моделирование имеет следующие свойства: а) предполагает активный характер психического функционирования; б) сопровождается избирательным взаимодействием особи или группы со средой обитания; в) уточняется прошлым опытом; г) корректируется насущными потребностями особи или организма; д) зависит от способности особи к двигательному ответу на воздействие среды; е) имеет видоспецифические признаки (Владимирова, Мозговой, 2004). В этом отношении представляет интерес теория извлечения информации Дж. Гибсона, также называемая «экологическим подходом к восприятию» и «теорией воспринимающих систем» (Гибсон, 1988). По мнению Дж. Гибсона, «информация – это не то, что передается в виде энергии на рецептор, – это то, что извлекается наблюдателем в процессе перцептивной активности из объемлющего оптического строя» (Цит. по: Гусев, 2007, с. 58 – 59).

Подобные идеи об активности субъекта восприятия и психофизиологических ограничениях перцептивных процессов высказывались во многих работах по теории информации и коммуникации млекопитающих (Павлов, 1951; Методики…, 1964; Бернштейн, 1966; Филиппова, 2004; Шовен, 2009), в том числе, в работах по теории информационно-знаковых полей (Мозговой, 1990; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998). Таким образом, поисковая активность, направленная на извлечение средовой

информации, имеет особое значение в адаптивном поведении особи (Наатанен и др., 1979; Дубровинская, 1985; Узнадзе, 2004; Владимирова, 2013в), что на физиологическом уровне обеспечивается общей активацией организма, в частности, функционированием таламуса и обеспечением ориентировочных реакций (Павлов, 1951; Марютина, Ермолаев, 1997; Александров и др., 2007).

Принципы кодирования и обработки информации с участием нервной системы изучает психофизиология, оформившаяся в самостоятельную науку в начале 89-х годов XX века (Данилова, 1998). Следует различать феномены передачи информации, участвующей в нейронных механизмах, то есть на микроуровне (Соколов Е. Н., 1981, 1993, 1996; Александров и др., 2007 и др.), и аспекты получения и использования внешней средовой информации, ассоциированные с психофизиологическими процессами – восприятием, мотивацией, памятью, обучением и т. д. (Wertheimer, 1925; Koffka, 1935; Rosenblatt, 1958; Дубровский, 1980; Корогодин, Корогодина, 2000 и др.). Процессы, которые иследуются на макроуровне, изучаются с применением неинвазивных психофизиологических методик (Марютина, Ермолаев, 1997; Гусев, 2007 и др.).

В ходе эколого-этологического исследования важно понимать, какие психофизиологические состояния животных могут оказать влияние на реализацию их адаптивного поведения в естественной среде обитания (Павлов, 1951 и др.). Это необходимо для того, чтобы подобрать такие эколого-этологические методики, которые способны учесть эти состояния и дать им адекватное количественное выражение (Большаков, 1972; Никольский и др., 1975; Корытин, Соломин, 1978а, 1978б; Корытин, Азбукина, 1983; Черникин, 2006 и др.). Такими состояниями могут быть общая активация организма во время периода размножения, гипоксия, стресс, голод, усталость и другие состояния (Chitty, 1957; Шилов, 1961; Christian, 1961; Шварц, 1980; Владимирова, 2011а и др.).

Для психической деятельности млекопитающих характерен выборочный подход к поступающей извне информации. Он заключается, главным образом, в избирательном характере восприятия (Шеррингтон, 1966; Костандов, 2006 и др.). Это значит, что реактивность на раздражители контролируется «внутренним состоянием» особи (Бернштейн, 1966, 1999; Веккер, 1974; Меннинг, 1982; Гибсон, 1988; Мак-Фарленд, 1988; Брунер, 1999; Владимирский, 2000; Гусев, 2007 и др.). Отсев лишней информации зависит от ряда факторов и определяется различными механизмами (Хайнд, 1975; Фабри, 1993; Брунер, 1999; Зорина и др., 2002; Нуркова, 2006; Костандов, 2006; Гусев, 2007 и др.).

По Н. А. Бернштейну (1975), адекватность восприятия сенсорной информации может быть оценена по двум показателям: полноте отображения объекта и объективности. «Внутренняя дезинформация» (неадекватное

психическое моделирование) возможна и у особи с нормально функционирующей психикой. Это происходит в случае формирования ошибочной установки, при восприятии «сверхоптимальных» раздражителей, а также в ситуации, формально похожей на ситуацию, стереотипную для данного вида животных (квазистереотипной ситуации) (Хайнд, 1975; Зорина, Полетаева, 2002; Узнадзе, 2004; Гусев, 2007). При этом высоко вероятны дезадаптивные действия (Lorenz, 1950, 1955; Хайнд, 1975; Тинберген, 1985; Фабри, 1993; Иноземцев, 2009 и др.).

Большое значение для выживания в антропогенной среде обитания имеет установка, сложившаяся в психике диких животных в ответ на предшествующие восприятия антропогенных объектов (Влияние …, 1987; Матюшкин, 2005; Мозговой, 2005б; Владимирова, 2013в). Объекты антропогенной среды обитания, не обладающие потенциальной опасностью для выживания зверей, зачастую расцениваются ими как опасные, вызывая, при случайном восприятии, комплекс дезадаптивных реакций (Мозговой и др., 1998; Матюшкин, 2005; Мозговой, 2005б; Владимирова, 2012и).

Без сомнения, для успеха экологического исследования значимо выявление закономерностей, сопровождающих информационное и материально-энергетическое взаимодействие особи и биоценоза (Patten, 1959; Odum, 1971; Мантейфель, 1980; Patten, Odum, 1981; Розенберг, Мозговой, 2003). Первое – опосредованно внешними сведениями, полученными адаптирующейся особью (Sebeok, 2001; Vladimirova, 2009; Владимирова, 2013б). Воспринятая информация может быть либо немедленно непосредственно использована особью, – сразу после ее получения, либо она может сохраниться в памяти особи и быть использована ею позднее. Непосредственное использование внешней информации, сразу ее после получения, происходит в тех случаях, когда информация такого рода необходима для сохранения безопасности, либо соответствует актуальной биологической потребности. Второе, материально-энергетическое взаимодействие, также представляет собой непосредственное потребление особью ресурсов среды обитания, но без проявления каких-либо исследовательских реакций, характерных для информационно-знакового взаимодействия (Владимирова, 2013з).

Следы использования особью ресурсов экосистемы несут сведения о потребительском потенциале данного местообитания (Craig, 1918, цит. по: Гороховская, 2001). Они могут быть получены и использованы животными, которые придут сюда позднее (Наумов, 1977б). Это происходит при условии сохранения таких следов в естественных биотопах в течение некоторого времени (Михеев, 2013).

Обитая в природной среде, животные вступают с ней не только в информационно-знаковые, но и в «непосредственные» материальные и энергетические взаимодействия, обеспечивающие получение вещества и

энергии и, соотвественно, протекание биохимических и физиологических процессов (Калабухов, 1969; Большаков, 1972; Kooijman, 2010 и др.). Для выживания организмам требуются различные вещества и энергия, поступающие с определенной периодичностью (Nisbet et al., 2000). Животные нуждаются в трофических и пространственных (топических) ресурсах среды обитания: кроме вещества и энергии, им необходимы удобные и безопасные места для отдыха и выведения потомства (Кашкаров, 1944; Барабаш-Никифоров, Формозов, 1963; Наумов, 1963; Мантейфель, 1980; Мак-Фарленд, 1998 и др.). Обеспечению всех этих биологических потребностей служат и знаковые процессы, происходящие в психике животных. Они указывают животным, мотивированным актуальной биологической потребностью и «вооруженным» памятью, на потенциальную возможность или невозможность получения необходимого ресурса среды обитания. Для животных, знак – это объект (или явление), вызывающий представления о каком-либо другом объекте (или явлении), возможно, более существенном для их выживания, чем материальный субстрат знака (Ветров, 1968; Моррис, 2001а; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Vladimirova, 2009). Знаковый объект и другой объект, более важный для выживания, связаны условно рефлекторной связью (Павлов, 1951) и обеспечивают опережающее отражение действительности (Анохин, 1996).

Есть смысл рассмотреть знаковые аспекты опережающего отражения. Психофизиологическая сложность живых организмов выражается в их способности принимать во внимание не только обстоятельства, необходимые для сиюминутного выживания, но также обстоятельства, которые будут иметь значение для выживания в дальнейшем (Broadbent, 1958; Thorpe, 1963; Cognitive …, 1997; Владимирова, 2013в и др.). С этой точки зрения, млекопитающие отряда Carnivora являются сложно устроенными животными. Примитивные, в смысле эволюционного развития, виды животных избирательно реагируют движением в направлении таких элементов внешней среды, в которых заключена непосредственная польза для их организмов (Yerkes, 1905). Они перемещаются к объектам, подходящим для ассимиляции в данный момент времени, и избегают разрушительных взаимодействий (Bruner, Postman, 1949; Bruner, Kennedy, 1970; Clemens, 1973 и др.). Виды животных, устроенных сложнее в зоопсихологическом отношении, реагируют не только на тепло, свет и наличие «органики», но также на информацию, свидетельствующую о потенциальной возможности ассимиляции или использования пространства, которые могут быть необходимы для выживания в будущем. Такая информация является знаковой информацией (Kull, 1993, 1993а, 1993б, 2000).

Психика, как «специфическая адаптивная способность животных» (А. Н. Северцов, 1982), появляется в эволюционном ряду живых организмов вместе с появлением таксонов, способных к отражению значимых феноменов

окружающей среды посредством знака (Sebeok, 1976, 2001; Леонтьев, 1994). Иными словами, психика возникает в ходе эволюционного развития живой природы «на границе раздражимости и чувствительности»[6] (Леонтьев, 1994). Появление чувствительности приводит к «раздвоению» процесса материально-энергетического взаимодействия особи со средой: он становится опосредованным предварительным получением информации (Выготский, 1983, 1999; Рубинштейн, 1989; Владимирова, Мозговой, 2004; Владимирова, 2010е и др.). При этом навыки использования сведений, информирующих особь о наличии в среде объектов, необходимых для выживания, приобретают адаптивное значение (Bindra, 1961; Held, 1967; Серавин, 1973; Kahneman, 1973; Baerends, 1976; Чораян, 1981; Мозговой, Розенберг, 1992; Singer, Salovey, 1993; Корогодин, Корогодина, 2000; Hubel, Wiesel, 2005; Татров, 2006; Владимирова, 2009б, 2010д; Vladimirova, 2009; Alcock, 2013).

Свойства и функции средовой информации, обеспечивающей приспособление млекопитающих к среде обитания, до сих пор исследованы недостаточно, – как для практики экологического мониторинга, так и для теоретико-методологических построений, обеспечивающих объективность экологических исследований. Это объясняется междисциплинарной природой проблемы. Информация, представляющая собой сведения об окружающем мире, которых не было до ее получения, также определяется через ее основные свойства: 1) способность увеличивать упорядоченность объекта и обеспечивать связь между источником и реципиентом (Винер, 1968); 2) инвариантность физической природы информационных носителей (Morris 1971; Чораян, 1981; Янковский, 2000; Чернавский, 2001 и др.); 3) способность отражать разнообразие, организацию (Эшби, 1959 и др.); 4) возможность преобразования, измерения, проведенного независимо от формального выражения (Нейман, 1960; Шеннон, 1963; Дубровский, 1980 и др.); 5) участие в обеспечении управления и целенаправленных действий (Колмогоров, 1987; Ulanowicza et al., 2009 и др.). Исследование кодовой формы информации апеллирует к свойствам носителей информации и предполагает наличие информационной среды (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012в и др.). Содержание информации связано с ее ценностными характеристиками, предполагает наличие особи, для которой эта информация актуальна, и корректируется ограничениями, имеющими психофизиологическую природу. Информационный подход к адаптивному

[6] Раздражимость – способность живых организмов реагировать только на биологически значимые изменения среды, которые непосредственно влияют на обмен веществ. Более сложное качество, называемое чувствительностью, представляет собой умение живых организмов избирательно и активно реагировать на такие средовые воздействия, которые сами по себе биологически нейтральны, но при этом несут сведения о биологически значимых явлениях. Так, простейшие обладают раздражимостью, а черви, насекомые, позвоночные – характеризуются чувствительностью (Фабри, 1976; Леонтьев, 1994).

поведению позволяет принимать во внимание отсутствующее явление, основываясь на ожиданиях и памяти мотивированных животных (Sebeok, 1976; Анохин, 1996 и др.).

Таким образом, в экологическом контексте под информацией понимаются сведения о характеристиках естественных местообитаний, полученные животными в ходе взаимодействия с внешней средой (Реймерс, Яблоков, 1982; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Савинов, 2013). Информационный подход к исследованию экологических объектов предполагает внимание к процессам самоорганизации, обеспечивающим внешнее взаимодействие живых организмов (Ляпунов, 1980). Поведенческая информация играет важную роль в функционировании популяций как самоорганизующихся систем, обеспечивая их динамическую устойчивость (Alcock, 2013). Информация, как специфический аспект взаимодействий высших млекопитающих с внешней средой, повышает текущую оптимальность материально-энергетических взаимодействий особи с ее биогеоценотическим окружением и обеспечивает отпимизацию средовых взаимодействий животных в ряду поколений (Наумов, 1977б; Владимирова, 2013б, 2013в и др.).

1.3. Особенности знаковой информации

Знаковая деятельность млекопитающих. Сигнал как информационная субстанция, подлежащая смысловой интерпретации. Знак – проводник ассоциативного процесса, инициирующий адаптивные поведенческие реакции. Практика использования понятий «знак» и «сигнал» в зоологических исследованиях

Формализация поведенческих реакций отдельных особей, проведенная с одновременным учетом динамических особенностей внешней среды, остается одной из основных проблем полевых исследований, поставленных с экологическими целями (Крушинский, 1960, 1993; Баскин, 1976, 1978; Матюшкин, 1977, 2000; Мозговой, 1990; Менджел, Кларк, 1992; Мозговой и др., 1998). Задача, с нашей точки зрения, разрешима, – с применением понятия «знаковая деятельность животных» (Sebeok, 1972, 1976, 2001; Kull, 1993, 1998a, 1998б, 2000; Моррис, 2001а; Владимирова, 1999, 2001, 2002а, 2002в, 2004б, 2008, 2009а, 2009б; Мозговой, Владимирова, 2002; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мозговой, 2004; Vladimirova, 2009).

Целесообразное управление самоорганизующейся живой системы базируется на получении и использовании ею внешних сведений, а также информации о процессе самоуправления (Месарович и др., 1973; Коган и др., 1977; Мелик-Гайказян, 1998; Пригожин, Стенгерс, 2003; Бесекерский, Попов, 2004). Информация – это сообщение, которое, когда оно принято получателем, имеет свой смысл, «снимает» неопределенность и является сигналом к

действиям приспособительного характера (Мельников, 1978 и др.). Информация объективна, но отбор сообщений из множества возможных, смысл и значение полученной информации зависят от психобиологических характеристик особи как реципиента сообщения (Мозговой, Розенберг, 1992; Корогодин, Корогодина, 2000 и др.). Здесь играет роль уровень сложности организма как системы, «поведение млекопитающих в ответ на внешние сигналы не столь жестко детерминировано, как у насекомых» (Соколов, Зинкевич, 1986, с. 215).

В отечественной биологической литературе сложилась ситуация, при которой кодовым характеристикам информации, продуцируемой и используемой животными, в большей мере соответствует понятие «сигнал» (Полетаев, 1958; Симкин, 1976; Панов, 2005; Суров, 2006), а смысловым – «знак» (Марков и др., 1983; Владимирова, 2009б; Vladimirova, 2009). В некоторых текстах значения этих понятий не дифференцированы, и они употребляются как полные или частичные синонимы (Соколов, Зинкевич, 1986, с. 217; Советский…, 1984). В трудах зарубежных семиотиков сложилась непротиворечивая понятийная система, оговаривающая особенности употребления понятий «sign» (знак), «signal» (сигнал), «token» (знак, примета), «meaning» (значение) (Bühler, 1965; Sebeok, 1972; Simpkins, 1996; Kull, 2001). Недостаточное развитие соответствующего русскоязычного терминологического аппарата не позволяет использовать наработки современной семиотики в качестве средства, пригодного для осмысления задач из области экологии животных (Степанов, 1971; Eco, 1976; Emmerche, Hoffmeyer, 1991; Никитин, 1997; Владимирова, 2001; Владимирова, 2004б; Bang, Dahlström, 1974; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Maran, 2009 и др.).

Смысл информационного сообщения отличается от физических параметров сигнала и самого факта его поступления (Полетаев, 1958; Simpkins, 1996 и др.). Воспринятый особью сигнал, как явление, подлежащее смысловой интерпретации, имеет знаковую природу. С одной стороны, сигнал несет материальные «следы» события, которое отражает, а с другой – вызывает представления, отличающееся от представлений о свойствах субстанции сигнального носителя информации (Pierce, 1958; Morris, 1964, 1971; Ветров, 1968; Степанов, 1971; Коган и др., 1977; Мельников, 1978; Якобсон, 1996; Simpkins, 1996; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Владимирова, 2009 и др.).

До недавних пор в российской науке имело широкое хождение определение знака как «конвенциального транслятора значений от отправителя к получателю» (Никитин, 1997). Поскольку мотивация к использованию конвенциальных значений знаков не характерна для животных (Степанов, 1971; Sebeok, 1972; Норман, 1996; Kull, 2000; Владимирова, 2001; Мечковская, 2004), дефиниция, в которой знак рассматривается исключительно как средство коммуникации, или, иными словами, как интерсубъективный посредник

общения, не оставляет места для исследования знаковой деятельности животных. Известно, что животные, включая обезьян, в ходе своей индивидуальной и групповой приспособительной активности не способны использовать средства коммуникации, обладающие всей полнотой функций, присущих знакам естественного языка человека (Gardner & Gardner, 1969; Premack, 1985; Севастьянов, 1989; Владимирова, 2001; Бутовская, 2005). «Само понятие «знаковой функции» возникает лишь с появлением естественного языка человека, и только этот язык дает «образцовое воплощение» названной функции (Бенвенист, 2009). С этой точки зрения, у животных «истинной знаковости» нет, а имеются только упрощенные варианты знаков – «чистые сигналы» или «сигналы-признаки» (Симкин, 1976).

Представления, согласно которым животным «отказывают» в знаковой деятельности, высказывались неоднократно, например, философом Э. Кассирером (Кассирер, 1988). Их сущность состоит в том, что только знаки, используемые намеренно и имеющие конвенциальное значение, признанное социумом, могут быть названы истинными знаками (Никитин, 1977). Способ употребления знаков осваивается в ходе социальной практики людей (Выготский, 1983, 1999). В кратком изложении, аргументы, определяющие знаковую деятельность как прерогативу людей, следующие. Способ использования знаков у людей и сигналов у животных отличается, поскольку для социализированных представителей вида *Homo sapiens* L. уникальной является способность к обобщению, которая базируется не только на высоко развитой когнитивной функции, но также на согласии с действующими социальными правилами (Выготский, 1983, 1999). Появление речи как функции общения, напрямую связывается с развитием функции обобщения: «способом передачи какого-либо переживания или содержания сознания другому человеку является отнесение передаваемого содержания к известной группе явлений, что непременно требует обобщения» (Выготский, 1983, 1999). Соответственно, высшие, присущие человеку формы знаковой деятельности, возможны только благодаря тому, что человек с помощью мышления обобщенно отражает действительность (Выготский, 1999).

Действительно, в знаковой деятельности людей отнесение различных единичных явлений действительности к одному классу, заданному понятием, главным образом происходит по социальным правилам (Кондаков, 1975; Поппер, 1983; Рассел, 1997; Берков, 1998 и др.). При этом обобщение происходит не «в разрез», а в соответствии с естественными закономерностями восприятия. Поэтому может сложиться мнение, что наделение разных явлений одним родовым именем – отнесение в один класс – вытекает из свойств самих явлений. Анализ свойств явлений, сопровождающий наделение их понятиями, характерен только для самостоятельной выработки человеком новых понятий (Эльконин, 1968 и др.). Что же касается понятий, заимствованных из

общественной практики, то именно правило, усвоенное в ходе общественной практики, а не «истинная природа вещей» устанавливает, какие особенности восприятия следует считать существенными, а какие – нет (Кондаков, 1975; Лебедев, 1998 и др.). Способы обобщения образов, характерные для психической деятельности человека, задает социальное правило. С помощью обобщения можно с высокой долей правильного прогноза относить неизвестные ранее явления в класс, заданный родовым именем – понятием (Берков, 1998).

Известно, что мотивация следования социальной конвенции в ходе знаковой деятельности не обязательно свойственна животным и, в некоторых случаях, исчезает даже у людей (Köhler, 1925; Лакан, 1981). Значит, воплощение знаковой функции, соответствующее «сущности» знака (когда единичный знак из личного опыта пользователя отсылает к обобщенному классу подобных знаков из опыта социума), не характерна для животных (Севастьянов, 1989; Бутовская, 2005 и др.). Следуя подобной логике, справедливо утверждать, что животные не используют понятийную знаковую информацию, и, следовательно, не используют знаки (Симкин, 1976 и др.)

По альтернативной позиции, которую разделяет автор (Владимирова, 2001, Vladimirova, 2009), понятие «знак» не обязательно предполагает наличие знакового означаемого в виде понятия и, в этой связи, применимо для концептуализации деятельности животных. В формулировке научных дефиниций приоритет отдается не познанию «подлинной сущности объектов», к которой, к примеру, призывал древнегреческий философ Платон, а практическим результатам применения понятия «знак», используемым в целях концептуального моделирования действительности (Peirce, 1958; Степанов, 1967; Ветров, 1968; Morris, 1971; Мельников, 1978; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мечковская, 2004).

Научное понятие «знаковая функция» – это инструмент познания людей, но сама знаковая функция не является прерогативой человека, а появилась до него в мире живых существ (Степанов, 1971; Мельников, 1978; Владимирова, Мозговой, 2004; Мечковская, 2004; Pierce, 1958; Morris, 1964, 1971; Пирс, 2000; Uexkull, 2001; Sebeok, 2001). Существенным здесь оказывается формирование интегративного образа (установки) – функционального состояния, «которое организует готовность субъекта к восприятию стимула, предваряет решение перцептивной задачи и тем самым оказывает регулирующее влияние» (Костандов, 2006, с. 165).

Филогенетически, «способность копирования, имитации, подражания» сопровождала развитие представлений о внешней среде и складыванию устойчивых концептов (Черниговская, 2006, с. 85). В представлениях, высказанных Т. В. Черниговской (2006), основной упор в формировании концептов, в отличие от позиции Л. С. Выготского (1999), делается не на

ментальную функцию обобщения, а на широко распространенное среди млекопитающих подражательное поведение. Значительное возрастание доли подражательных реакции при стрессовых ситуациях отмечено в поведении хищных млекопитающих (Корытин, 1986; Мозговой, 1985б, 2005б; Владимирова, Мозговой, 2005). Адаптивное значение биологического сигнального поля базируется на использовании группового опыта, зафиксированного в долговременных сигналах (Наумов, 1977б; Наумов и др., 1981).

Определение и функции знака могут быть рассмотрены с позиций зоосемиотики – науки о знаковых взаимодействиях животных со средой своего обитания (Morris, 1964, 1971; Sebeok, 1972, 1976, 2001; Степанов, 1971, 2001; Мельников, 1978; Марков и др., 1983; Kull, 1993, 1998a, 1998b, 2000; Пирс, 2000; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Эко, 2004; Vladimirova, 2009). При этом знак понимается не исключительно как средство коммуникации, а как средство ситуативной адаптации, одной из форм которой, при необходимости, может быть коммуникация. В этой трактовке знак представляет собой специфический вариант ассоциативного процесса, особенности которого зависят от текущей мотивации, физиологического состояния и памяти пользователя знака (Мельников, 1978; Пирс, 2000; Владимирова, 2009; Vladimirova, 2009).

Междисциплинарная унификация терминологии способствует не только взаимопониманию исследователей, работающих в разных отраслях, но также оставляет широкое поле для метафор, играющих, согласно современной философии науки, креативную функцию в процессе познания (Декомб, 2000; Владимирова, 2004б).

В биологии познанные характеристики знакового поведения могут указать исследователю на скрытые от прямого наблюдения намерения и апперцепции животных (Мозговой и др., 1998). Применение сигналов животными способствует не только их коммуникации (Химическая…, 1986; Рожнов, 2004; Эрнандес-Бланко и др., 2005), но также приспособлению и самоорганизации особей и популяционных группировок (Наумов, 1977б; Мозговой, 2004, 2005а, 2005б). Для эколога признание существования знаковой деятельности у млекопитающих не только открывает замечательные возможности в сфере научной рефлексии, но также имеет большое значение для осмысления материалов полевых исследований поведения животных, полученных методом зимних троплений.

Биолог, хорошо ориентирующийся в сфере семиотики (науки о знаках), имеет ряд преимуществ.

Во-первых, при изучении информационных и коммуникативных процессов в экосистемах разного уровня можно использовать уже сложившийся, формализованный понятийный аппарат современной семиотики, оговаривая цели и границы его приложения. Это способствует взаимопониманию

исследователей, освобождает от необходимости конструировать собственную терминологию.

Во-вторых, семиотические понятия побуждают обращать внимание на те детали, которые могли бы остаться незамеченными в сфере проблем биологической информации и коммуникации, если бы в области семиотики они не были уже познаны и названы (Левич, 1983; Соколов, Зинкевич, 1986; Владимирова, 2001, 2009б; Владимирова, Мозговой, 2002а, 2002б; Мозговой, Владимирова, 2002 и др.). «Разрастание понятий соответствует неослабному вниманию к свойствам реальности, наиболее пристальному интересу к тем различиям, которые можно ввести в повествование», – слова французского антрополога Клода Леви-Строса (1999) аргументируют смысл междисциплинарных заимствований, включая заимствования биологов в сфере семиологии (Владимирова, Мозговая, 2002).

В зарубежной зоосемиотике, последовавшей в этом вопросе за Карлом Бюлером (Bühler, 1965), значения понятий «сигнал» и «знак» приобрели разные оттенки: всякий сигнал является знаком, но не все знаки относятся к «сигналам». В классификации знаковых функций, предложенной Бюлером, кроме «сигналов» имеются «симптомы» и «символы» (табл. 2). Сигналы побуждают особей, воспринимающих данные знаки в ходе своего адаптивного поведения в среде, к ответным двигательным реакциям. В отечественной этологии данное различие зачастую не принимается во внимание. В работе, результаты которой изложены в этой книге, учитывались не только «сигналы» (в терминологии К. Бюлера), но и знаки подпороговой интенсивности, не вызывавшие, на определенном этапе последовательного восприятия животными, ответных двигательных реакций. Другими словами, при решении некоторых исследовательских задач намеренно учитывались «знаки», становящиеся «сигналами» только после их временной или пространственной суммации.

Это, казалось бы, терминологическое замечание имеет определенный экологический смысл. Так, особи куницы лесной после нескольких встреч со следами лисицы обыкновенной, реагируют или не реагируют на них заходами на деревья. В пойме р. Волги, локализованной напротив г. Самары, повышенное число заходов куницы на деревья после встреч со следами лисиц имело место в 1978–1980 гг. и 2000 г. Специфика реакций куниц оказалась связанной с динамикой численности популяции лисицы и кормовой емкостью угодий (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2007а). Так воспринятый «знак» стал для куниц «сигналом», что может свидетельствовать о повышении тревожности адаптирующихся особей (Лоули, 1963; Gray, McNaughton, 2009 и др.).

В русскоязычных текстах по экологии животных и этологии имеется положительный опыт использования понятия «знак» в отношении животных

(Тарасов, 1959; Марков и др., 1983; Соколов, Зинкевич, 1986; Мозговой, 2005а). Так, в статье, посвященной поведенческой экологии соболя и горностая (в основном, внутривидовым отношениям этих животных), описывается маркировочная деятельность соболя, которая осуществлялась зверьками «с тем, чтобы оставить на видном месте вещественные знаки своего пребывания» (Тарасов, 1959). Исследовалась регуляция плотности популяции соболя, осуществляемая посредством знаковых взаимодействий между особями. Было выявлено, что знаки, оставленные в среде совместного обитания животных, использовались соболями для маркировки занятости индивидуальной территории. Кроме того, животные, намеренно свернув в сторону от первоначально прямолинейного пути, реагировали на предметы антропогенной природы, внесенные исследователями в естественные биотопы, отмечая маркировочной реакцией свое присутствие возле этих новых, необычных и пугающих зверей предметов (Тарасов, 1959). В этой статье предваряются некоторые идеи теории биологического сигнального поля, позже разработанной Н. П. Наумовым (Наумов, 1973а, 1977б). В качестве знаков отмечаются «набеги», то есть следы на снегу, оставленные соболем по всему охотничьему району особи, «поволоки» – следы, которые отпечатываются на земле или на снегу в результате намеренного волочения брюшка, экскременты. В ряде случаев соболь оставляет свои знаки в таких местах, где они наиболее вероятно будут замечены другими особями (Тарасов, 1959). Используя понятия современной зоосемиотики, можно сказать, что П. П. Тарасов (1959) отмечает специальные усилия доноров «коммуникативной информации» по донесению «сообщения» реципиентам, не объясняя, намеренную или инстинктивную природу имеют действия животных.

В русскоязычных текстах слово «знак» в значениях, принятых за рубежом (Pierce, 1958; Morris, 1971а, 1971б; Kull, 1998а, 1998б), традиционно передавалось словами «сигнал» и «условный раздражитель» (Полетаев, 1958; Наумов, 1973а; Соколов, Зинкевич, 1986), что вносит путаницу. «Деятельность больших полушарий головного мозга представляется как деятельность сигнальная. Сигнал (условный раздражитель) как бы предопределяет воздействие внешней среды по определенным для данного животного признакам» (Шепелева, 1971, с. 4).

В данной работе под «сигналом» преимущественно будет пониматься субстанция, восприятие которой инициирует у животных поведенческую реакцию (Buhler, 1965) (табл. 2). Понятие «знак» предполагает первоочередное внимание к выраженному им значению и смыслу. Знак может запускать поведенческий ответ, но не обязательно, с вероятностью менее 100 % (Vladimirova, Mozgovoy, 2003).

Понятие «сигнал» традиционно акцентирует синтаксическую (кодовую) сторону информационного сообщения; понятие «знак» – семантическую и

прагматическую (хотя в некоторых контекстах, при употреблении понятия «знак» имеют в виду кодовые характеристики информации) (Степанов, 1971, 1999; Sebeok, 1972, 1976, 2001; Дубровский, 1980; Чораян, 1981; Simpkins, 1996; Марютина, Ермолаев, 1997; Янковский, 2000; Эко, 2004).

Этимологически, «signal» означает «знаковый». «Сигнал – знак, физический процесс (или явление), несущий сообщение (информацию) о каком-либо событии, состоянии объекта наблюдения либо передающий команды управления, указания, оповещения и т. д. (напр., световой сигнал светофора)» (Советский…, 1984, с. 1199). «Знак – материально-чувственно воспринимаемый предмет (явление, действие), который выступает как представитель другого предмета, свойства или отношения» (там же, с. 464). Таким образом, по своему значению, слово «сигнал» является частичным синонимом слова «знак».

Таблица 2
Функциональная классификация знаков
(из: Vladimirova, Mozgovoy, 2003)

Виды знаков (Бюлер, 2000)	Функции знаков, реализованные в ходе коммуникаций млекопитающих в естественных биотопах
Симптом	Выражает функциональное состояние адресанта (первого, активного участника коммуникации) и способствует определению его статуса особями – получателями знаковой информации. Форма симптома зависит от разновидности функционального состояния адресанта и проявляется преимущественно в его двигательной активности. Симптом может быть распознан акцептором знаковой информации (адресатом) по следам жизнедеятельности донора (адресанта)
Символ	Отсылает к реальности знаковыми средствами. В отношении животных это означает, что символ характеризует степень совпадения мотивации животного – адресанта коммуникации с объективными явлениями внешнего мира
Сигнал	Управляет внешним поведением и внутренним состоянием второго участника коммуникации (т. е. получателя информации, акцептора, адресата). «Высвобождает» двигательную активность адресата в ходе восприятия им знаковой информации, заключенной в объектах и событиях среды обитания, используемой совместно с первым участником коммуникации

Активность, проявленная особью в ответ на восприятие знака, может быть заторможена, отложена на некоторое время, переадресована (Lorenz, 1955; Immelmann, 1980; Иваницкий А. М., 1997). Знаковая информация способствует

формированию у животных «образа мира» (Леонтьев, 1994), который также называют «интегративным образом» (Костандов, 2006), «когнитивными картами» (Tolmen, 1932), «информационной картиной мира» (Янковский, 2000).

В понятийной схеме семиотики, знак, как «проводник» ассоциативного процесса, выступает средством адаптивной активности животных (и людей, как высших из живых существ, использующих знаки): «…животные реагируют на некоторые вещи как на знаки чего-то другого, но такие знаки не достигают той сложности и совершенства, которые обнаруживаются в человеческой речи, письме, искусстве, контрольных приборах, медицинской диагностике, сигнальных устройствах» (Моррис, 2001а, с. 45). Знаки, используемые животными, тождественны языковым и неязыковым знакам людей по отдельным характеристикам, существенным для практического применения понятия «знак» в науке. Этот подход к сущности знака предполагает, что решающую роль в определении, является ли определенный объект (или событие) знаком, или не является, играет сам процесс использования этого объекта особью в знаковой функции (Ветров, 1968; Morris, 1971; Степанов, 1971; Мельников, 1978; Владимирова, 2001; Vladimirova, 2010).

Поведение пользователя знака (интерпретатора), несущее признаки знакового процесса (семиозиса), маркирует наличие знака. «Функционирование знаков – это, в общем, способ, при котором одни явления учитывают другие явления с помощью третьего, опосредующего класса явлений», – пишет основатель зоосемиотики Ч. Моррис (Моррис, 2001а, с. 51). «Условия признания некоторых явлений знаками» следующие: «семиозис (или знаковый процесс) рассматривается как пятичленное отношение – *V, W, X, Y, Z,* – в котором *V* вызывает в *W* предрасположенность к определенной реакции *(X)* на определенный вид объекта *(Y)* (который, следовательно, не действует, как стимул) при определённых условиях *(Z).* В случаях, где существует это отношение, *V* есть знак, *W* – интерпретатор, *X* – интерпретанта, *Y* – значение [означивание, сигнификация], а *Z* – контекст, в котором встречается знак».

Далее Ч. Моррис указывает, что «данная формулировка знака носит «поведенческий» характер; в ней подчеркивается, что знаковое поведение открыто для объективного изучения (Моррис, 2001б, с. 130 – 131). К примеру, запах, следы и звуки (*V*), издаваемые полевкой, выступают для мышкующей (*Z*) лисицы (*W*) знаком самой полевки (*Y*) и побуждают ее сделать покопку (*X*) в этом месте или поблизости.

Приведем несколько определений понятия «знак», пригодных для экологических целей (Vladimirova, Mozgovoy, 2003, p. 86).

1. Знак – нечто, выступающее вместо чего-либо другого для мотивированной особи, имеющей опыт взаимодействия с внешним миром. При этом знак замещает что-либо в определенном смысле или качестве, например, для мышкующей лисицы знак полевки – следы полевки на снегу.

2. Знак – то, что отсылает пользователя знака к чему-либо, отличающемуся от самого знака. (Запах полевок «отсылает» мышкующую лисицу к поисковому поведению в прикомлевых полостях дуба).

3. Знак – то, что вызывает представление о чем-либо, отличающемся от воспринятой формы.

4. Знак – движение от воспринятой формы (от означающего) к некоторому содержанию (означаемому) из видового или индивидуального опыта пользователя знака.

5. Знак – то, что побуждает к деятельности, соответствующей доминирующей мотивации (намерению) пользователя, с вероятностью менее ста процентов. Если «знак» однозначно вызывает какую-либо деятельность – мы имеем дело не со знаковым, а причинно-следственным взаимодействием.

«Информационное поведение» – это процесс приобретения и обновления особью адаптивного опыта взаимодействия со средой обитания, результаты которого запоминаются животным как информация о среде обитания (Владимирова, Савинов, 2013).

Встает вопрос: о чем вызывает представление знаковый объект? В соответствии с представлениями П. К. Анохина (1978а, 1978б), регулирующая роль психики в процессе приспособительной активности заключается в активном запросе особью ожидаемых параметров знакового объекта из внешней среды, а также опережающем построении образа полезного (адаптивного) результата деятельности, который и является системообразующим фактором функциональной системы (рис. 3). Прошлый опыт взаимодействия особи с окружающей средой приводит к тому, что образ полезного результата деятельности, как часть функциональной системы, участвует в реализации двигательного паттерна, соответствующего достижению адаптивного результата (Анохин, 1978а, 1978б; Швырков, 1978, с. 27).

Определим, при каких условиях мы можем называть один объект знаком, а другой – его денотатом. Воспользуемся примером. Как показывает опыт полевых исследований, на краю дубравы лисица ориентирует свой жировочный челнок от одного ствола дерева к другому. Пустоты под корнями деревьев и прикомлевые дупла создают защитные условия для мышевидных грызунов, которые охотно заселяют эти естественные убежища или роют норы в разветвленных основаниях ствола. «Многие грызуны предпочитают устраивать убежища под защитой корней деревьев и пней. Не случайно именно здесь особенно часто наблюдаются глубокие порои барсуков и лисиц, охотившихся за грызунами» (Новиков, 1959, с. 96).

В семиотической терминологии, ствол дерева, как и следы полевки или мыши, является для голодной лисицы «знаком» грызуна, «если после появления ствола дерева в поле рецепции» лисицы «опознание» ствола дерева

«вызывает возбуждение образа» грызуна и поисковое поведение (Мельников, 1978).

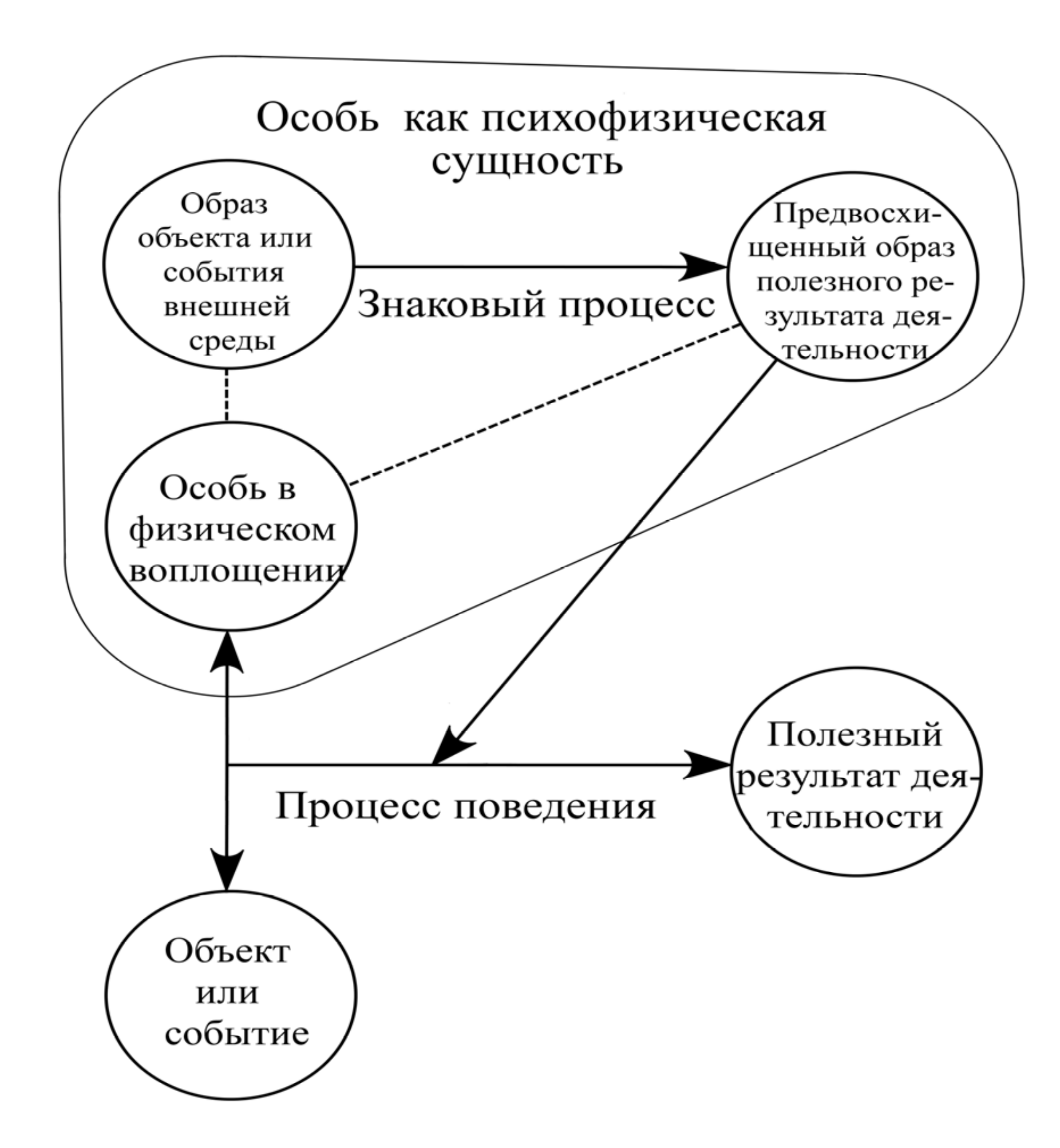


Рис. 3. Схематическое изображение знакового процесса (семиозиса) и соответствующих ему детерминаций поведения в соответствии с представлениями Ч. Морриса (1971а, 1971б) о знаке и знаковом поведении, а также представлениями П. К. Анохина (1978а, 1978б) о функциональной системе

Уточним, что в контексте исследования хищных млекопитающих речь идет и о зрительных, и об ольфакторных образах. Для того чтобы данный процесс имел место, необходимы два условия: ассоциативная связь образа ствола и образа грызуна, хранящаяся в памяти и получающая постоянное подкрепление успешной кормовой активностью, и мотивация к поиску пищи

(возбуждение функций центра голода в центральной нервной системе или возбуждение хищнического рефлекса). Поисковый рефлекс (Слоним, 1976) побуждает особь действовать адаптивным способом, даже если животное выращивалось в искусственных условиях. Поскольку в «типовом» стволе дерева имеются устойчивые признаки, названные Конрадом Лоренцом «релизерами» (Lorenz, 1955; Tunbergen, 1950, 1955), их наличия достаточно для адекватной реакции особи (Tunbergen, 1972; Дьюсбери, 1981; Меннинг, 1982; Соколов Е.Н., 1993, 1996).

На динамичность структур восприятия указывал и В. Келлер, отмечая, что «восприятие принципиально активно в силу постоянно складывающихся и меняющихся от взаимодействия напряжений, действующих в перцептивном поле внешних и внутренних сил» (В. Келлер, цит. по: Гусев, 2007, с. 57). Этот факт подчеркивается в теории информационно-знакового поля, когда знаковую деятельность млекопитающих предлагают исследовать с учетом контекста ситуации и актуальной мотивации особи, влияющих на восприятие (Мозговой, Розенберг, 1992). Врожденные гештальты опознаются до опыта (Соколов Е. Н., 1993, 1996), что объясняется «особенностями организации мозга на уровне коры» (Зинченко, 1987, с. 5 – 7). Будучи воспринятым, гештальт участвует в структурировании поля восприятия, «определяя течение психических процессов динамическими, изменяющимися соотношениями, устанавливающимися в самом процессе» (там же).

Многократно подкрепленная в онтогенезе ассоциация между образом номер один и образом номер два вызывает возбуждение образа номер два при возбуждении образа номер один, несмотря на реальное отсутствие второго объекта в поле рецепции субъекта знаковой деятельности (Анохин, 1968; Мельников, 1978). В этой закономерности заключается основа феномена «опережающего отражения», характерного для целенаправленного поведения живых систем (Анохин, 1978б, 1978в). «Формируясь в пределах самой биологической системы на основе ее потребностей, внешних факторов и памяти, *цель всегда опережает реализацию ее организмом, т. е. получение полезного результата*» (Анохин, 1978в, с. 64).

Действительно, в психической деятельности особи лисицы обыкновенной возбуждение образа грызуна происходит при возбуждении образа дерева (Новиков, 1959; Tunbergen, 1972; Корытин, 1986; Владимирова, 2009). Обычно обыкновенная лисица мышкует против ветра (или, говоря словами А. Н. Формозова (1976), «в полветра»). В этих условиях, воспринимаемые запах или шум грызуна подкрепляют зрительный образ ствола дерева, усиливая ассоциативную связь знака и его денотата. Таким образом, ствол дерева является для мышкующей лисицы знаком грызуна, причем инстинкт (Tunbergen, 1955) и «индивидуально приобретенный навык» (Крушинский, 1960, с. 241) действуют в одном направлении, повышающем вероятность

позитивного предпочтительного поведения: поискового, а не избегающего (Мозговой и др., 1998). Положительное пищевое подкрепление усиливает свойства ствола дерева как знакового объекта (Vladimirova, 2009).

С позиции психофизиологии, образы различаются на перцептивном уровне, а знаки – на семантическом (Соколов, Незлина, 2006). При восприятии образа в основном происходит анализ физических характеристик стимула, а при восприятии знака – его категоризация (определение классовой принадлежности) и субъективная оценка, на предмет возможности удовлетворения субъективных потребностей (Иваницкий и др., 1984).

Понятие «знак» предполагает внимание к информационному содержанию, (в случае животных – к биологическому смыслу), выраженному знаком, с учетом возможной динамики субъективного состояния особи (изменение доминирующей мотивации, работа памяти о результатах предшествующих контактов с подобными знаковыми объектами) (Sebeok, 1976, 2001 и др.).

Понятие «знак» отражает не только субъективный, но и дискретный характер восприятия континуума внешней среды живым существом, мотивировнным опредленной биологической потребностью. В этой связи, П. К. Анохин указывает: «Не все компоненты [внешнего – Э. В.] континуума необходимы животному с точки зрения выживания. Некоторые из них могут иметь решающее значение для жизни животного, тогда как другие не играют для него никакой роли. Появление, например, крупного хищника является жизненно важным событием, в то вермя как движение листьев на дереве или движение воды в реке может остаться незамеченным. Именно эти факторы биологической значимости отдельных событий создали для животных своеобразную прерывность пространственно-временных отношений» (Анихин, 1978б, с. 30).

Таким образом, не только процесс коммуникации (Соколов, Зинкевич, 1986; Rozenthal, Ryan, 2000; Володин и др., 2001; Рожнов, 2004), а также наличие мотивации и памяти, характерных для психики животных (Klopfer, 1973; Бериташвили, 1974; Ашмарин, 1987; Burkhardt, 1990), выступают условием использования ими знаков (Morris, 1971а, 1971б; Мельников, 1978).

Знаковая деятельность людей социально нормирована (Выготский, 1999), в то время как взаимодействие животных со средой обитания, осуществляемое при помощи знаков, регулируется множеством факторов естественной природы, включая актуальные физиологические потребности и особенности онтогенеза (Владимирова, Мозговой, 2006б). Такой взгляд на «природу» знака, с нашей точки зрения, обладает эвристическим потенциалом и имеет перспективы применения в экологии животных (Владимирова, 2001, 2002б; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Vladimirova, 2009).

Двусторонний (материальный и идеальный) характер семиозиса может показаться непреодолимым препятствием для науки, хотя некоторые

исследователи, например, Ch. Morris (1964, 1971а, 1971б), Г. П. Мельников (1978), видят в знаковом процессе признаки только материальных явлений. Поскольку идеальная психическая функция «представление» доступна научному анализу (Леонтьев, 1994), исследование материально зафиксированных в среде признаков поведенческих реакций решает проблему объективности (Фабри, 1993; Филиппова, 2004).

Академик Ю. С. Степанов утверждает, что значение в органической природе отражает особенности биологической связи, существующей между организмом и внешней средой, включая связь между одним организмом и другими; связь основывается на соответствии «структурного плана организма» и его «внешнего мира» (Степанов, 1971). Животные обладают врожденной способностью узнавать объекты, важные для существования их вида или особи (Кашкаров, 1928; Хайнд, 1975 и др.). Узнавание происходит по небольшому количеству дифференциальных признаков, которыми животное отличает один объект или ряд объектов из своего внешнего мира (Tinbergen, 1963). Эта способность позволяет моделировать «стимул-объекты» (Тинберген, 1985). Релизер становится «представителем всего явления, сигналом или знаком о нем» (Степанов, 1999).

Эквивалентом, который позволяет определять различные объекты и события среды как носители знаков с идентичным для реципиента значением, у животных является не только сходный зрительный, слуховой, тактильный или ольфакторный образ, но также определенная поведенческая мотивация (биологическая функция), которая обычно реализуется при восприятии данных объектов (Vladimirova, Mozgovoy, 2003). С другой стороны, у каждого вида животных один и тот же сигнал, в разное время, может иметь достаточно разные значения (Панов, 2005).

Какие выгоды несет применение семиотической терминологии в сфере экологии животных? Во-первых, новый подход обычно обеспечивает осознание аксиом, ограничений и допущений сложившейся научной концепции (Kuhn, 1969; Владимирова, 2001; Владимирова, Мозговая, 2002). Во-вторых, появляется возможность рассматривать цепь рефлексов (Анохин, 1968) в их синтагматической динамике. В-третьих, в биологии становится возможным оперирование понятиями «смысл» и «значение» (Соколов, Зинкевич, 1986, с. 214–218; Бабайцев, 1998) – центральными понятиями семиотики (Pierce, 1958; Morris, 1971а, 1971б). В-четвертых, появляется возможность изучать знаки в их комплексном воздействии, в виде информационно-знакового поля (Мозговой, Розенберг, 1992). Далее: внимание к контекстуально обусловленному изменению значений знака позволяет проследить динамику использования животными ресурсов и условий реализованной экологической ниши. Это значит, что одни и те же объекты (денотаты) могут обладать различными ситуативными смыслами (интенсионалами) (Степанов, 1971; Лебедев, 1998;

Панов, 2005а). Смысл знака складывается в зависимости от конкретных условий, которые, по аналогии с формированием значений в деятельности людей, можно определить как «контекст знаковой ситуации» (Соколов, Зинченко, 1986; Соколов, незлина, 2006; Vladimirova, 2009б). Это указывает на относительный характер соотнесения означающих (т. е. знаковых форм) преимущественно с внешней средой (Соколов, Зинченко, 1986, с. 217), а означаемых (т. е. знаковых содержаний) – с субъективным миром особи (Uexkull, 2001). И те, и другие должны учитываться в динамике при конкретных исследованиях (Sebeok, 1972, 1976, 2001; Мозговой, 1980; Мозговой, Розенберг, 1998; Владимирова, Мозговая, 2002).

Знак предполагает внимание как к материально выраженной, так и к смысловой стороне своего денотата (Степанов, 1971; Лебедев, 1998; Мечковская, 2004). Знак отсылает пользователя к иному объекту (Ветров, 1968 и др.), причем референция (отсылка) не обязательно должна быть произведена другим участником коммуникативного процесса. Как у людей, так и у животных, отсылка может принять разные формы: актуальной адаптивной активности, воспоминания о прошлой собственной деятельности, ассоциированной с объектами подобного рода, форму игры, в которой пользователю знака встретиться с объектом еще предстоит.

Применение понятия «знак» в экологии животных позволяет разграничить два вида значений, которыми обладают объекты и явления внешней среды для адаптирующихся животных. Первое значение – абстрактное, его несут ресурсы и условия экологической ниши вида. Второе значение – конкретное (ситуативное), определяемое реальным «местом» данного знака в ходе приспособительной активности данной особи (Ичас, 1994; Мозговой, 2005а; Владимирова, 2009б; Vladimirova, 2009 и др.).

Таким образом, «информационно-семантический» подход к исследованию поведения млекопитающих (Соколов, Зинченко, 1986, с. 217) предполагает использование животными знаков, структура которых представляет собой функциональное единство означаемого и означающего компонентов (Sebeok, 1972, 1976, 2001; Соссюр, 1977; Марков и др., 1983; Владимирова, 2001, 2002в; Мечковская, 2004; Martinelli, 2009 и др.). При этом не следует забывать, что психофизична не только природа означаемого компонента знака, но и природа означающего (Соссюр, 1977), физическая сторона которого может быть воспринята пользователем знака с помощью сенсорных каналов ольфакторной, визуальной, тактильной и других модальностей. Знаковое означающее не есть объективная физическая (или химическая) характеристика знакового объекта; означающее – это психическое представление пользователя знака о «внешней» стороне знакового объекта (или события) (Simpkins, 1996 и др.). Означаемое – другое представление, ассоциативно «порожденное» первым (Sebeok, 1972; Тондл, 1975; Eco, 1976; Соссюр, 1977; Мельников, 1978; Лебедев, 1998;

Владимирова, 2001; Мечковская, 2004; Эко, 2004). Объективность изучения знаковой деятельности животных, при внимании к психофизической природе означающего – кода, «преломленного» восприятием (Ветров, 1968; Sebeok, 1972, 2001; Мельников, 1978; Emmerche, Hoffmeyer, 1991; Kull, 1998а, 1998б, 1993, 2000), – может быть достигнута в результате использования двигательных реакций самих исследуемых объектов, в качестве инструмента познания экологической функции знаковой среды (Мозговой, Розенберг, 1998).

В целях экологического исследования предполагается изучать знаковую деятельность животных, включая опосредованные средой коммуникации (Рожнов, 2002, 2004), с позиции реципиента (получателя знакового сообщения) (Мозговой, Розенберг, 1998; Владимирова, 2004). При таком подходе знак актуален как часть реальности, определенная активностью особи (Владимирова, Мозговая, 2002; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Владимирова, 2004б). С одной стороны, распознавание знаковых объектов востребовано мотивацией получателя знаковой информации, обусловлено индивидуальным и видовым опытом, с другой – определяется внешними условиями, если они адекватны намерениям и воспринимающему аппарату реципиента (Мозговой, Розенберг, 1998; Владимирова, Мозговой, 2007а). Поскольку особи обладают индивидуальной, групповой и генетической памятью, опыт прошлых адаптаций всегда присутствует в знаковой активности в виде актуализации сопутствующих значений – коннотаций (Владимирова, 2001). С одной стороны, знаковый объект на момент восприятия актуален как элемент экологической ниши, с другой – знак действенен как отсылка к иной, прошлой ситуации, которая ранее обладала значимостью и поэтому зафиксировалась в форме двигательного ответа или его блокирования как часть индивидуального опыта. В этом сходство нашей позиции с представлениями Генри Кастлера (1967), который предлагал понимать под генерацией информации «запоминание и воспроизведение случайного выбора».

Получение «просто информации» и получение «знакового сообщения» следует различать по признаку коннотативности, отсутствующему при простом получении информации; при этом, знаковое сообщение является одной из разновидностей информации (Eco, 1976). Коннотативностью, то есть способностью порождать дополнительные смыслы, обладает знаковое сообщение, в то время как «просто информация» может быть принята соответственно настроенным неодушевленным механизмом (Eco, 1976; Владимирова, 2004б; Эко, 2004). Если в самом сообщении нет указаний на то, каким именно кодом пользовался адресант, о значении можно судить, исходя из общей коммуникативной ситуации (Sebeok, 1972; Eco, 1976; Владимирова, 2001).

Следы жизнедеятельности, оставленные одними животными в среде обитания и воспринятые другими животными в качестве средств

коммуникации, отсылают к ситуации, характеризующей адресанта коммуникативного сообщения (и окружающую среду обитания) в целом (Moulton, 1968; Carthy, 1969; Altmann, 1972; Wilson, 1977; Nowak et al., 2000; Whitfield, 2002). Ответная двигательная реакция, продуцированная адресатом при восприятии подобного сообщения позволяет исследователю распознать, какая из сторон сообщения оказалась наиболее актуальной для получателя (Мозговой, Розенберг, 1992).

При непосредственном общении животных, когда они находятся в поле восприятия друг друга, «текст» эмитированного знакового сообщения сложно разделить на отдельные сигналы, сохраняя объективность. При общении с помощью объектов внешней среды, реципиент сообщения «отвечает» двигательной активностью на отдельные стороны полученного сообщения, формируя поведение, мотивы которого можно понять по функциональному характеру (то есть форме) активности и разложить на отдельные элементарные двигательные реакции (Мозговой, Розенберг, 1992).

Следует помнить, что сами по себе события и объекты среды знаками не являются, а становятся таковыми, будучи воспринятыми животными – реципиентами сообщения (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговая, 2002; Vladimirova, Mozgovoy, 2003).

Подход к изучению информационных явлений, сложившийся в современной семиотике (Sebeok, 1972, 2001; Eco, 1974; Левич, 1983; Kull, 1998а; Лотман, 2000), может быть использован в экологических исследованиях (Kull, 1998б; Владимирова, 2001; Владимирова, 2002б; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Vladimirova, 2009). Экологический семиозис (информационно-знаковый процесс, имеющий место в экосистемах) – это явление материально-энергетической природы, представляющее собой адаптационный механизм, обеспечивающий взаимодействие особи или более крупной живой системы с внешней средой (Владимирова, Мозговая, 2002). Его можно описать с помощью терминологии, предложенной Ч. Моррисом (2001а, 2001б), используя феномены среды и поведения, складывающие показатели информационно-знакового поля, для учета синтактических, семантических и прагматических аспектов информационных сообщений, полученых из среды адаптирующейся особью (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992).

Совокупность классов знаковых объектов, распознанная в среде обитания индивидуумом, внутрипопуляционной группой особей или животными одного

вида, соотносится с параметром «величина информационно-знакового поля»[7]. Значение информационного сообщения, полученного особью, внутрипопуляционной группой или популяцией, можно сравнить со значением сообщения, полученного другим живым объектом соотвествующего ранга, с помощью параметра «анизотропность информационно-знакового поля». Ценностные различия полученных сообщений подлежат измерениям с помощью параметра «напряженность информационно-знакового поля» (Мозговой, Розенберг, 1992). В теории информационно-знакового поля, «величина поля» соотносится с синтаксической составляющей полученного информационного сообщения (Моррис, 2001а, 2001б), характеризуя разнообразие значимых форм, или код (в сравнении с шумами, не имеющими информационного значения). «Анизотропность поля» соотносится с семантической составляющей сообщения, то есть, его значением, а «напряженность поля» – с прагматической, его ценностью (Мозговой, 1986а, 2004; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговая, 2002).

Процесс восприятия знаковой информации, получаемой животными в среде совместного обитания, может быть рассмотрен с помощью дискретных феноменов, выявляемых при троплениях. Прежде всего, сюда относятся элементарные двигательные реакции особей, различимые по следам их жизнедеятельности (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, 2005; Владимирова, 2010д). То, что при статическом подходе к структуре семиозиса получило у Ч. Морриса (2001а, 2001б) название «предрасположенности особи к определенной реакции», при динамическом подходе как раз и является реакцией, проявленной особью на объект или событие внешней среды. Предрасположенность (или, напротив, непредпрасположенность) особи реагировать определенным образом, при условиях определенного мотивационного состояния[8] и восприятии объекта определенного класса, может быть интерпретирована как вероятность проявления особью той или иной разновидности поведенческой реакции, (Полетаев, 1958; Владимирова, Мозговая, 2002; Владимирова, Мозговой, 2006б; Владимирова, 2013а; Владимирова, Савинов, 2013).

Мышкуя, лисица поедает полевок, отдыхая на возвышении, носом к ветру, использует защитные свойства микроландшафта. Описывая эти процессы в

---

[7] Соответственно, речь идет об информационно-знаковом поле особи (индивидуума), поле внутрипопуляционной группы или поле вида. Информационные поля, как биологическое сигнальное (Наумов, 1977б), так и информационно-знаковое (Мозговой, 2005а), могут быть охарактеризованы иерархическим уровнем. Этот уровень определяется уровнем объекта – пользователя информации, понимаемого в качестве своеобразной экосистемы. Информационное поле популяции состоит из информационных полей внутрипопуляционных групп, слагающих данную популяцию, и т. д. (Мозговой и др., 1998).

[8] Формально, определенное мотивационное состояние особи описывается функциональной формой ее поведенческой активности (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014).

конкретный момент времени, эколог может обойтись без привлечения таких понятий, как «знак», «информационно-знаковое поле», «ценность и смысл информационного сообщения, полученного животным». Но поскольку животные запоминают последствия предыдущих взаимодействий с внешней средой (Бериташвили, 1974; Соколов Е. Н., 1981; Натишвили, 1987; Роуз, 1995), формируют навыки (Thorndike, 1898; Skinner, 1938, 1966; Крушинский, 1960 и др.) и обладают целями, которые изменяются по мере реализации их актуальных биологических потребностей (Tolman, 1932; Котляр, 1986; Розенблют и др., 1983 и др.), они распознают значение внешней информации, ассоциативно связанной с прошлыми успехами или неудачами (Ичас, 1994; Иваницкий, 1997; Мозговой и др., 1998; Мозговой, 2005а и др.).

«Хотя поведение животных никак нельзя назвать осмысленным, однако объективно оно имеет смысл, то есть направлено на удовлетворение потребностей, связанных с поддержанием жизни и воспроизводством потомства» (Файвишевский, 1994, с. 128). Аналогичный подход к «смыслу» поведения животных характерен для ряда западных исследователей (Эшби, 1959, 1964; Розенблют и др., 1983). Здесь важно, что «целенаправленность выступает в качестве системообразующего фактора», «сопрягающего» особь и ее окружение, «обеспечивая управление» (Гринченко, 2010, с. 85). «Управление можно объявить характеристическим свойством жизни в широком смысле» (Ляпунов, 1980, с. 208); выявление особенностей информационно-знаковой деятельности животных способствует исследованию его механизмов на уровне особей и популяций (Sebeok, 1972, 1976, 2001; Мозговой, Владимирова, 2002; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мозговой, 2005а; Vladimirova, 2009 и др.).

Животные вступают со средой своего обитания в информационно-знаковые отношения (Vladimirova, 2009; Владимирова, 2010д). При этом они могут использовать не только индивидуальный опыт выживания, но также проявлять подражательные реакции, – в ответ на признаки приспособления других особей, сохраняющиеся некоторое время в совместной среде обитания (Корытин, 1986; Наумов, 1977б; Наумов и др., 1981; Владимирова, Мозговой, 2006а). Помимо пользы от реализации подражательных реакций, проявленных животными по следам других особей, информационное поведение выполняет ряд иных утилитарных функций. Так, общий информационный фон, созданный следами жизнедеятельности конспецификов и гетероспецификов, и свидетельствующий о численности популяций млекопитающих, позволяет удерживать их плотность на оптимальном уровне (Брагин, 1986; Корытин, 1986; Химическая…, 1986; Shilov, 1988 и др.). Явление «гуморальной регуляции численности популяции», хорошо изученное на мышевидных грызунах, по-видимому, действенно и для других систематических групп (Chitty, 1957а, 1957б; Cristian, 1961; Краснощеков, 1975; Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1977; Панов, 1983). Проблема настолько актуальна, что исследованию

регуляции популяционной структуры млекопитающих, осуществляемой с помощью коммуникативных механизмов (по существу, – механизмов знаковых), включая биологическое сигнальное поле (Наумов, 1977б), было посвящено Всесоюзное совещание Териологического общества АН СССР, прошедшее в Москве в 1988 году (Гайдук, 1988; Лисицына, 1988; Мозговой, 1988; Никольский, 1988; Переладова, 1988; Плешак, 1988б; Пучковский, 1988; Соколов, Приходько, 1988; Царев, 1988 и др.).

Важно, что интенсивность знакового взаимодействия животных со средой обитания зависит не только от «концентрации» и материальных характеристик знаковых объектов, имеющихся в среде обитания (Михеев, 2003, 2009), но и от активности и «функциональной сложности» получателей (пользователей) знаковой информации (Мозговой, Розенберг, 1992). Они определяются психофизиологическими и индивидуально-типоплогическими характеристиками самих животных, мотивированных адаптивным поиском значимых сведений в среде обитания (Коган и др., 1977; Гибсон, 1988; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирский, 2000 и др.).

Специфика информационно-знаковых взаимодействий животных с внешней средой, в сравнении с процессами получения и использования вещества и энергии, заключается в следующем. Это энергетически «слабые» взаимодействия, свидетельствующее о возможности иных, биологически более значимых взаимодействий (Мозговой, Розенберг, 1992; Корогодин, Корогодина, 2000 и др.). Необходимым условием распознавания, сохранения и использования информации выступает «первичная активность» особей – реципиентов знаковой информации, избирательно реагирующих на знаковые объекты (Sokolov, 1960; Мозговой, Розенберг, 1992). При этом, информационное взаимодействие животных с внешней средой корректируется как внутренними причинами (врожденными и приобретенными в онтогенезе), так и внешними («средовыми») (Соколов, Зинкевич, 1986).

Таким образом, знаковый процесс представляет собой «движение» от воспринятой формы к содержанию, порожденому этой формой (Sebeok, 1972; Vladimirova, 2009); содержательные стороны знаковой информации определяются, главным образом, доминирующей мотивацией особи и запоминанием последствий прошлых подобных взаимодействий (Иваницкий и др., 1984; Ичас, 1994; Иваницкий А. М., 1997; Владимирова, 2010ж и др.). Усвоенная особью знаковая информация соответствует связям, установленным между внешним воздействием на особь и ее ответной реакцией, проявленной на это воздействие (Анохин, 1996). Связи такого рода либо сразу заложены в «конструкции» организма (в виде безусловного рефлекса на видоспецифические стимулы), либо формируются в онтогенезе в процессе обучения (Соколов Е. Н., 1993; Иваницкий, 1997; Савин, 2006 и др.).

Внешняя информация может соответствовать или не соответствовать доминирующей мотивации особи, а также ее функциональному состоянию (Прибрам, 1975; Мозговой, 1980; Панов, 1980; Наатанен и др., 1986; Владимирова, Морозов, 2014 и др.). В случае значимости информации, полученные сведения могут свидетельствовать о потенциальной возможности осуществления текущего намерения особи, или о невозможности такого развития событий (Анохин, 1996). Информация об изменениях, произошедших в биотопах (новая информация), или информация, соответствующая субдоминантной мотивации, может быть «отреагирована» особью, подобно ее реакциям на информацию, соответствующую доминантной мотивации (Крапивный, Дидиченко, 1989; Александров, 2007 и др.). Во всех случаях это может произойти при первом контакте особи с объектом из функционально значимого класса объектов или после нескольких встреч с такими объектами, в результате суммации и последующего превышения порога реагирования (Мозговой, 2005а, 2005б и др.).

Внешняя информация о ресурсах среды обитания может быть непосредственной, – продуцированной, например, объектами кормовой природы, имеющимися в наличии в данный момент и доступными для употребления приспосабливающейся особью. В других случаях, внешняя информация может иметь потенциальное адаптивное значение и быть «знаковой», то есть вызывать у воспринявшей ее особи представление об объектах и ситуациях желаемых, но в настоящее время органами чувств не воспринимаемых (Владимирова, 2009в). В обоих случаях информация обеспечивает эфективность приспособительного поведения; особенности ее получения и использования влияют на выживание особей и популяций (Мозговой, Окунев, 1983; Ичас, 1994; Измайлов, Черноризов, 2011 и др.).

Таким образом, изучение информационных аспектов взаимодействий между особью и воспринятыми ею явлениями внешней среды, а также моделирование этих аспектов с помощью понятия «знак», входят в круг проблем современной экологии (Peirce, 1958; Bühler, 1965; Степанов, 1967, 1971, 1999; Ветров, 1968; Morris, 1971а, 1971б; Sebeok, 1972, 1976, 2001; Соколов В.Е., 1977; Emmerche, Hoffmeyer, 1991; Kull, 1993, 1998а, 1998б, 2000; Владимирова, 2001, 2002б, 2004; Мозговой, Владимирова, 2002; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Vladimirova, 2009; Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

1.4. Информационные поля млекопитающих

Сведения о жизнедеятельности предшественников, доступные животным. Сохранение, накопление и использование информации. Биологическое сигнальное поле (Наумов, 1977б). Информационно-знаковое поле (Мозговой, 2005а). Факторы, определяющие активность особи в информационном поле: имманентные и сигнальные. Поведенческие реакции как свидетельства информационной рецепции. Содержательные и количественные характеристики полученной информации. Запоминание последствий случайного выбора как процесс производства информации (Кастлер, 1960, 1967)

Сведения о состоянии среды обитания актуальны в онтогенезе отдельной особи[9] и в ряду поколений (Наумов, 1970, 1972; Корытин, 1972в, 1979, 1986; Никольский и др., 1975; Коган и др., 1977; Соколов, Рожнов, 1979; Чораян, 1981; Мозговой, 1980, 2005а; Брагин, 1986; Мозговой, Розенберг, 1992 и др.). Не менее важны материальные свидетельства результатов адаптивной активности предшественников, сохраняющиеся некоторое время в среде обитания и воспринятые животными. Речь идет о следах жизнедеятельности, покопках, погрызах, мочевых точках, норах, логовищах, а также об ольфакторных и визуальных *метках*, намеренно оставленных животными в совместной среде обитания (Altmann, 1972; Наумов, 1977б; Мозговой, 1980; Наумов и др., 1981; Пучковский, 1998; Михеев, 2003; Рожнов, 2004; Ванисова, Никольский, 2012 и др.). Адаптивное значение подобной информации рассматривается в теории информационных полей животных (Наумов, 1973а; Мозговой, 1986б; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, 2001, 2002в; Мозговой, 2005а; Михеев, 2013; Никольский, 2013; Поярков, 2013; Рожнов, 2013).

Наблюдения за естественной активностью животных удобно проводить по их следам в снежное время года (Формозов, 1959; Новиков, 1981; Ошмарин, Пикунов, 1990; Сидорович, 1997; Gompper et al., 2006; Goszszynski et al., 2007 и др.). Они показывают, что использование млекопитающими пространства, включая участки обитания, имеет неравномерный характер (Зворыкин, 1934; Новиков, 1959, 1970а; Огнев, 1962; Наумов, 1967, 1970, 1971а, 1981; Баскин, 1976, 1978; Матюшкин, 1977, 2000; Флинт, 1977; Гайдук, 1978; Соколов, Рожнов, 1979; Брагин, 1986; Желтухин, 1986; Мозговой и др., 1998; Харченко, 1999а; Владимирова, 2004а, 2009г, 2010б, 2010в, 2010г; Гудрич и др., 2005; Владимирова, Мозговой, 2009а, 2009б, 2010б, 2010в; Мамонтов, 2009 и др.). Имеется, по крайней мере, два объяснения этому факту. Первое можно связать

---

[9] Среда обитания особи понимается в широком смысле, включающем как биотоп, так и биоту. В среду обитания особи входят другие особи этой же популяции, представители популяций гетероспецификов, а также следы их жизнедеятельности.

со свойствами среды обитания, второе – с отличиями в индивидуальной судьбе животных.

Прежде всего, разные микростации одного биотопа (и биотопы в целом) не одинаково пригодны для обитания особей какой-либо популяции. Это утверждение справедливо и в отношении их кормовых объектов (Кашкаров, 1944; Раевский, 1947; Наумов, 1963; Вайсфельд, 1972; Башенина, 1977; Данилов, Туманов, 1976; Желтухин, 1986; Dickman, Doncaster, 1987; Плешак, 1988а; Мельник и др., 2000; Черноусова, 2001, 2002; Романов и др., 2005; Кравченко, Москвитина, 2008; Владимирова, 2009г, 2010е; Андреева, Окулова, 2009; Михеев, 2009). Различие средовых ресурсов и условий, необходимых животным, определяется разнообразием их текущих физиологических состояний (имеются в виду голод, жажда, участие в размножении и выхаживании детенышей, потребность в отдыхе или физической активности и др.) (Шилов, 1961, 1977; Наумов, 1961; Klopfer, 1973; Корытин, 1976, 1979; Матюшкин, 1977; Соколов, Зинкевич, 1986; Джиллер, 1988 и др.). В общем случае, различные участки среды обитания могут отличаться по качественным и количественным характеристикам имеющихся ресурсов и условий, степени стабильности условий и интенсивности потоков ресурсов (Hutchinson, 1978; Флейшман, 1989; Криволуцкий, Покаржевский, 1990; Букварева, Алещенко, 2009 и др.).

Животные-резиденты, хорошо знакомые с территорией, обычно имеют представление об общей топографии биотопа и помнят о взаимном расположении объектов на индивидуальном участке (Слудский, 1964; Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г., 1977; Уильямсон, 1979; Толмен, 1980; Величковский, 1982; Брунер, 1999; Мельник и др., 2000; Зорина, Полетаева, 2002; Пучковский, 2005 и др.). Особенно важны сведения о качестве и доступности ресурсов местообитаний. Млекопитающие «обмениваются» значимой информацией и передают ее потомству. Это происходит в ходе подражательного поведения, а также при совместной активности половых партнеров или родителей с детенышами (Юдин, 1986; Мозговой и др., 1998; Матюшкин, 2005; Эрнандес-Бланко и др., 2005 и др.). С помощью меток (включая проявления тергорового инстинкта), животные оставляют в среде обитания сведения о своей индивидуальности, содержащие информацию о поле, возрасте, физиологическом состоянии и характере активности (Altmann, 1972; Корытин, 1979; Рожнов, 2002, 2004; Зинкевич, 2003; Суров, 2006 и др.). Взаимодействуя с определенными классами внешних объектов, звери запоминают последствия собственных поведенческих реакций; позже, попадая в подобные условия, звери их воспроизводят или не воспроизводят (Бертон, 1972; Симонов, 1981; Корытин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2007а и др.). Наиболее часто это происходит в отношении пищевых объектов, а также объектов, обеспечивающих безопасность существования особи (Брагин, 1986;

Мозговой, 2005а; Баскин, Новоселова, 2008 и др.). Данная адаптивная способность особенно ярко проявляется при передвижении животных по своим привычным маршрутам (Зворыкин, 1934в; Корытин, 1970, 1978, 1979а, 1979б; Матюшкин, 1977, 2005; Мозговой, Сигарев, 1979; Соколов, Рожнов, 1979; Байдерин, 1983; Пажетнов, 1990; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2013д и др.).

«Далеко не все объекты и события среды, которые могут быть отмечены зоологом-наблюдателем, имеют для изучаемых животных сигнальное (информационное значение» (Мозговой, 1980, с. 121). Обитая в пределах видового ареала, животные проявляют стереотипные (врожденные) реакции при восприятии инстинктивных релизеров, локализованных в среде обитания, характеризующейся стандартными условиям (Jennings, 1906; Кашкаров, 1928; Lorenz, 1950, 1955; Tinbergen, 1950; Фабри, 1976; Трут, 1978; Корытин, 1979, 1986, 2000; Северцов, 1982; Endres, 1989; Гороховская, 2001; Uexkull, 2001; Владимирова, Савинов, 2013 и др.). Кроме того, отдельные элементы среды обитания приобретают в онтогенезе особей функции образов, нагруженных положительным или отрицательным эмоциональным значением (Беритов, 1961; Корытин, 1970, 1978; Симонов, 1970, 1981, 2001; Бертон, 1972; Беньковский, 1974; Хайнд, 1975; Слоним, 1976; Лозан, 1979; Франчески, 1988; Мозговой и др., 1998). Они воспринимаются теми организмами, рецепторы и анализаторы которых способны выделять значимые объекты из общего информационного «шума» (Кашкаров, 1928; Koffka, 1935; Анохин, 1968; Мельников, 1978; Endres, 1989; Uexkull, 2001; Букварева, Алещенко, 2009 и др.). Такие объекты могут неоднократно использоваться в ряду поколений, обитающих на одной территории: как в качестве пространственных ориентиров (и источников иной информации, к примеру, социальной), так и в качестве носителей вещества и энергии (Корытин, 1970; Наумов, 1977б; Рожнов, 2002 и др.). Поскольку в ряду поколений топические, трофические и социальные потребности особей одной популяции варьируют в определенных рамках, то для их удовлетворения обычно используются одни и те же средовые объекты. Согласно исследованиям Н. П. Наумова, такие объекты несут сигнальную информацию, важную не только для отдельной особи, но и для популяции в целом (Altmann, 1972; Наумов, 1973, 1977б; Гольцман и др., 1977; Наумов и др., 1981). Этим обеспечивается «экологическое наследование» и упрощается адаптация особей последующих поколений (Никольский, 2013, с. 12).

В результате жизнедеятельности зверей, среда обитания структурируется (Владимирова, 2009б). Под структурированием среды обитания понимается избирательное восприятие животными внешних объектов, с последующим взаимодействием с этими объектами и видоизменением условий обитания. Для той или иной особи, внутрипопуляционной группы или вида участки биотопа обитания приобретают различную ценность (Владимирова, Мозговой, 2007б). Более ценные стации данного биогеоценоза используются животными чаще и

интенсивнее менее ценных стаций (Шварц, 1969; Джиллер, 1988 и др.). В ряду поколений животных эта неравномерность сохраняется в течение длительного времени, иногда – десятилетиями (Наумов, 1977б; Наумов и др., 1981). Биологическое сигнальное поле, как «трансформированная организмами среда», которая «становится частью надорганизменных систем – популяций и биоценозов», обладает способностью сохранять и накапливать информацию о наличии в среде обитания ресурсов и условий, необходимых особям данной популяции и зооценоза (Наумов, 1977б, с. 16) (фото 5 – 12).

По мнению В. Н. Топорова (1983), структурированное пространство отличается от гомогенного пространства, – упорядоченностью, неоднородностью и связью с субъектом, проявляющим в нем активность. Структурированное пространство «всегда заполнено и всегда вещно». Объекты, находящиеся в структурированном пространстве, «упорядочены», «обладают определенным модусом», то есть переменными свойствами, «семантизированы, поскольку имеют значение, и темпорализованы, так как связаны со временем». Предполагается последовательное, протяженное во времени «освоение пространства познающим субъектом». Отсутствие привычных объектов в структурированном пространстве рассматривается передвигающейся в нем особью, обладающей памятью, не просто как пустота, а как «значимое отсутствие, зияние» (Топоров, 1983, с. 227–184). Похожие идеи об освоении пространства живыми объектами высказывали В. И. Вернадский (1925, 1926а, 1926б, 1975), А. А. Ухтомский (Бахтин, 1994), Дж. Уитроу (1964), Н. П. Наумов (1973, 1977б), Д. П. Мозговой и Г. С. Розенберг (1992), а также ряд других исследователей.

При последовательном перемещении от одного знакового объекта к другому, особь взаимодействует с различными сторонами среды обитания, причем условия среды значительно отличаются в центральной части биотопа и на его границах (Новиков, 1959; Guisan, Zimmermann, 2000; Gundersen, Rolstad, 2000; Research Techniques …, 2000 и др.). Особенно ярко неравноценность проявляется в среде, трансформированной действием антропогенного фактора (Бородин, 1981; Harris, Rayner, 1986; Франчески, 1988; Мозговой и др., 1998; Мозговой, Владимирова, 2002; Мозговой, 2004; Mowat, 2006; Владимирова, 2009г, 2010б, 2010г и др.).

Количественные исследования, позволяющие сделать выводы об особенностях и интенсивности освоения местообитаний животными, в природе проводить не просто, поскольку плотность следовых дорожек, логовищ, покопок, нор, меток и других сигналов поля, учтенная традиционными методами, зависит от выбора учетного маршрута (Снигиревская, 1929; Приклонский, 1965, 1973; Назаров, 1981; Агафонов и др., 1988; Корытин, Соломин, 1988, 1995; Челинцев, 2000; Михеев, 2003; Мирутенко и др., 2009; Суворов, 2011 и др.). Проблема может быть частично решена, если

исследователь работает по методике, предложенной Д. П. Мозговым (Мозговой, 1980, 2005а), когда зоологу необходимо идти не по заранее определенным учетным маршрутам, а непосредственно по следам животных. «Подобно тому, как магнитное поле порождается движущимися зарядами и обнаруживается по действию на движущиеся заряды, сигнальное (информационное) биополе создается особями и обнаруживается по их реакции на него» (Мозговой, 1980, с. 120).

1.4.1. Биологическое сигнальное поле

Структурируя среду обитания следами собственной жизнедеятельности, звери оставляют в ней материальные свидетельства своего пребывания. Такую информацию несут следы, тропы, пахучие метки, лежбища, поеди, покопки, лежки, норы, гнезда, логова, помет, мочевые точки, обломанные ветви и содранная кора и т. д. (Наумов, 1973, 1977б; Никольский, Новикова, 1975; Матюшкин, 1977, 2000; Мозговой, 1980; Лисицына, 1988; Зайцев, 2000; Михеев, 2000; Антонов, 2003; Пучковский, 2005 и др.). Сведения такого рода – биологическое сигнальное поле – могут расцениваться другими животными как «показатель степени благоприятности участка» (Наумов, 1977а). В том случае, если информация свидетельствует об успешной приспособительной деятельности животных, она побуждает конспецификов и особей других видов, обладающих относительно идентичными экологическими потребностями, проявлять активность в этих же местах или поблизости (Тарасов, 1959; Слудский, 1964; Бакеев, 1983а; Мозговой и др., 1998; Владимирова, Мозговой, 2006а; Владимирова, 2010а и др.). Иными словами, в биоценозах накапливается информация, свидетельствующая об освоении условий и ресурсов среды ее обитателями. Подобного рода сведения представляют собой следы жизнедеятельности животных, сохранившиеся в природной среде в той или иной мере (Михеев, 2003, 2009).

Такая информация, потенциально имеющая адаптивный характер, может оказать влияние на других животных, которые придут в эту местность позднее (или появятся здесь на свет), при условии проявления ими внимания к таким сведениям. Следы жизнедеятельности, сохранившиеся в среде обитания, будучи воспринятыми другими животными, обладают способностью побуждать зверей избегать контактов с какими-либо опасными или непривычными объектами, или напротив, подражать предшественникам, ориентируясь по следам их успешной жизнедеятельности, оставленным здесь ранее (Мозговой, 2005б) (фото 5 – 12). В связи с этим, знаменитый зоолог-натуралист, исследователь поведения амурского тигра Е. Н. Матюшкин пишет: «Одни и те же тропы нередко используются разными видами зверей, приобретают значение длительно сохраняющихся ориентиров и вплетаются в общее

биологическое сигнальное поле биоценоза» (Матюшкин, 1977, цитируется по: Никольский, 2003, с. 446). Зоологи изучают не только биотопическую приуроченность следов жизнедеятельности, но и продолжительность их сохранения (Михеев, 2002, 2003, 2009).

Следы, оставленные животными в природных биотопах, наряду с их постоянными тропами, «комбинируются обычно с разного рода химическими и иными метками» и являются, согласно представлениям Н. П. Наумова, «элементами биологического сигнального поля» (Наумов, 1977б). По мнению Н. П. Наумова, в экологии имеет смысл говорить о биологических сигнальных полях отдельных индивидуумов, популяций, внутрипопуляционных группировок (например, возрастных или половых), и, наконец, о биоценотическом сигнальном поле (Наумов, 1977а, 1977б; Наумов и др., 1981).

«Биологическое сигнальное (информационное) поле понимается как упорядоченная совокупность изменений, вносимых деятельностью организмов на обитаемой ими территории. Приобретая информационное значение, такая упорядоченная во времени и пространстве система сигналов имеет значение регулятора поведения индивидов и становится фактором организации и управления процессами, происходящими в популяциях отдельных видов и сообществ, занимающих данную территорию (Наумов, 1971, 1973, 1975). Изучение структуры и информационного содержания коммуникативных явлений подобного рода бесспорно откроет новые возможности воздействия на биоценозы и популяции, – прежде всего, путём изменения их поведения (Наумов, 1976, с. 281). <…> …такое сигнальное поле воспринимается всеми обитателями, но каждым видом по-своему. <…> Сигнальные поля имеют важнейшее значение в формировании и поддержании внутрипопуляционной структуры. <…> Одновременно сигнальное биологическое поле, особенно его устойчивые (долго живущие) элементы, служит средством обучения молодежи и формирования стереотипа поведения» (Там же, с. 282).

Представления о функционировании биологического сигнального поля, изложенные в работах Н. П. Наумова, отличаются от представлений некоторых его предшественников, также изучавших принципы воздействия внешних сигналов на животных (изучались акустические сигналы птиц, химическое «общение» водных организмов и т. д.). По Н. П. Наумову, биологическое сигнальное поле создается совместным действием сигналов разной модальности. Сигнальное поле слагается из следов деятельности животных: сети тропинок и меток, сигнальных кочек, мест территориальных демонстраций, кормовых участков, выводковых нор, лежек, элементов рельефа, служащих зрительно-запаховыми ориентирами, и др. Элементы поля распределены в среде не случайно, а составляют единое целое, причём «стабильные элементы сигнального поля» являются «матрицей, на которую накладываются нестабильные элементы». Животные ориентируют

передвижение и по «стабильным», и по «нестабильным элементам». Факторы поля определяют «режим использования» тех или иных участков территории и проявление различных форм поведения; индивидуальные участки животных определяются по элементам поля. Групповое использование поля обеспечивает животным территориальную согласованность, поддерживает социальный фактор, регулирующий взаимодействия особей, опосредованные средой обитания (Наумов и др., 1981).

По Н. П. Наумову, «биологическое сигнальное поле» – это а) изменения, внесенные в среду животными и воспринимаемые ими; б) аппарат аккумуляции, хранения и сбора информации о популяции, в котором каждая особь выступает и приемником такого рода информации, и ее продуцентом; в) «инструкция» о плотности популяции для тех особей, которые придут в эти биотопы впоследствии; г) групповой механизм управления живой системой, локализованный в окружающей среде*; д)* система связей, сплачивающих животных в группы с согласованным поведением (Наумов, 1973, 1977; Гольцман и др., 1977; Наумов и др., 1981).

Н. П. Наумов сформировал представление о биологическом сигнальном поле (БСП), последовательно открывая и описывая его характеристики и функции. «Информационное поле, или биологическое сигнальное поле можно определить как «совокупность специфических и неспецифических изменений среды организмами» (Наумов, 1977а, с. 94). В другом тексте этого же года профессор Наумов пишет: «Большую роль в разграничении индивидуальных, семейных и групповых участков играют визуальные метки: земляные покопки и порои (грызуны), мочевые точки (псовые), сдирание коры деревьев (медведи), скусывание веток, кучи помёта (у некоторых копытных и хищников), а также вид убежищ (гнезд, нор, логовов, лежек), следы и тропы. Как правило, оптические метки совмещаются с химическими, что увеличивает значение такой сигнальной сети для ориентации в пространстве и как средства разграничения индивидуальных и групповых территорий. Циркулирующая в популяции и сообществе информация передается по более или менее определенным каналам. Их формирование связано со следовыми явлениями, возникающими при распространении сигналов. При этом среда (популяции или биоценоза) играет роль не только канала передачи веществ, энергии и информации, но и места накопления следов происходивших событий – своеобразной «памяти» этих надорганизменных экосистем. Трансформированная этими процессами среда заслуживает названия «биологического (сигнального) поля» (Наумов, 1977б, с. 18).

Позже в вузовском учебнике было предложено обобщенное определение биологического сигнального поля в следующей формулировке: «Вся сумма информации о присутствии вида в среде, в форме различных сигналов, характерных следов жизнедеятельности, включая изменения рельефа и

растительности, образует биологическое сигнальное поле» (Шилов, 1997, с. 260). Иными словами, «под «биологическим сигнальным полем» понимается «суммарное воздействие млекопитающих на окружающую среду, меняющее её структуру» (Наумов, 1977в, с. 339. Цит. по: Мозговой, 2004, с. 343).

Биологическое сигнальное поле – это, с одной стороны, воздействие млекопитающих на среду, изменяющее её структуру, а с другой – сама среда, видоизмененная подобным воздействием. Здесь нет противоречия, если рассматривать зооценозы в динамике, то есть принимать во внимание и процесс взаимодействия животных со средой обитания, и последствия таких взаимодействий, что, собственно говоря, и является предметом экологии животных (Кашкаров, 1944; Andrewartha, 1961; Наумов, 1963; Margalef, 1963; Odum, 1971; Новиков, 1979), а также зоосемиотики (Sebeok, 1972; Kull, 1998а, 1998б и др.). Обобщая идеи Н. П. Наумова и его последователей, можно сделать вывод об адаптивной функции информации, сохраняющейся в среде совместного обитания и «канализирующей» приспособительную активность животных. Содержание информации составляют характеристики биотопа и биоты, а также сведения о процессе и результатах приспособительной активности животных, адаптирующихся здесь ранее.

Высокую оценку теории биологического сигнального поля Н. П. Наумова дал А. А. Никольский (2010), определив «ключевую идею концепции биологического сигнального поля». «Она (ключевая идея) состоит в том, что разнообразные следы жизнедеятельности животных служат источником информации для каждого нового поколения о пространственной структуре предшествующих популяций и использовании ими ресурсов в пространстве биотопа. Подобно культурным традициям, поддерживающим преемственность языка в чреде поколений, такая «внегеномная» (информационная) наследственность неопределённо долго поддерживает структуру экологических систем. Разумеется, этот информационный поток (как, кстати, и поток генов) может быть искажен или прерван множеством внешних факторов, включая антропогенные факторы, что и происходит постоянно в реальных экологических системах. <…> Особое значение Н. П. Наумов придавал следам жизнедеятельности, которые передаются из поколения в поколение. Называя их «долгоживущими сигналами», он видел в них механизм, с помощью которого новым поколениям животных передаётся опыт предшествующих поколений. «Сигнальные поля ... связывают между собой разные генерации», – писал Н. П. Наумов (1973б). К «долгоживущим сигналам» относятся норы, тропы, скопления помёта, запаховые и визуальные метки. Отражая деятельность (опыт) предшествующих поколений, эти следы жизнедеятельности представляют собой «своеобразный аппарат памяти ... в такой надорганизменной среде, как биогеоценоз» (Наумов, 1973, 1973а). Накапливаясь в биогеоценозе, «долгоживущие сигналы» образуют «матрицу

стабильных элементов» (Наумов и др., 1981). Этот механизм позволяет каждому последующему поколению использовать опыт предыдущих поколений, сокращая тем самым время и энергию на освоение территории, со всеми находящимися на ней ресурсами. Новые поколения животных, «считывая» матрицу стабильных элементов и, тем самым, воспроизводя пространственную структуру популяций своих предшественников, осваивают территорию с имеющимися на ней ресурсами так, как ее осваивали предыдущие поколения. В свою очередь, последующие поколения животных также вносят вклад в поддержание биологического сигнального поля. Они обновляют стабильные элементы, оставляя в пространстве биотопа следы своей жизнедеятельности. Благодаря непрерывному процессу обновления стабильных элементов, сохраняется «образ» использования территории (пространственной структуры популяций) предыдущих поколений. В ряду поколений через активность животных происходит постоянное «считывание» этого образа с оставлением следов жизнедеятельности и, как результат, – его обновление. Н. П. Наумов (1977) подчеркивал, что способ передачи информации посредством сигнальных полей универсален и «по своему биологическому значению, видимо, равен кодированию информации в геноме» (Никольский, 2010, с. 5 – 6).

Таким образом, представления Н. П. Наумова о биологическом сигнальном поле получили признание в отечественной экологии (Шилов, 1997; Мозговой, Розенберг, 1992; Никольский, 2013; Поярков, 2013; Рожнов, 2013). Однако ответ на вопрос о том, как сами животные воспринимают сигнальное поле, создаваемое их жизнедеятельностью, оставался открытым до публикаций работ Д. П. Мозгового (1980, 1982, 2005а). Ответ можно получить, если регистрировать двигательные реакции животных, продуцированные ими по ходу восприятия сигналов поля (Мозговой, Розенберг, 1992). Поскольку чувствительность рецепторов у зоолога, ведущего наблюдение, и у животных, следы которых изучаются, существенно различается (и сам характер восприятия у человека и животных имеет разную природу), было предложено регистрировать все объекты и события внешней среды, по факту восприятия которых животными были проявлены двигательные или экскреторные реакции. Иными словами, объекты и события информационно-знакового поля полагаются таковыми на основе генерации ответных поведенческих реакций животными, поле которых изучается. Тем самым достигается максимальная объективность и воспроизводимость результатов полевых наблюдений (Мозговой, 2005а).

Известно, что животные формируют и используют психические представления о среде своего обитания (Беритов, 1961; Натишвили, 1987; Толмен, 1997 и др.). Они не только обладают памятью о прежних состояниях стаций (говоря словами Е. Н. Соколова (1997), генерируют «нервную модель

стимула»), но также помнят о собственных поведенческих реакциях, проявленных здесь ранее (Фабри, 1976; Матюшкин, 2005 и др.). Из психологии известно, что наилучшее отражение свойств объектов среды обитания происходит через двигательное взаимодействие с этими объектами (Фабри, 1983, 1993). С уверенностью можно судить о наличии в информационном поле тех или иных объектов только по ответному поведению особи. Биолог, проводящий исследования по этологическим методикам (т. е. без привлечения приборов, фиксирующих физиологические или биохимические реакции организма), может догадаться о зрительных, слуховых или обонятельных реакциях особей только по их моторным проявлениям (поведенческим реакциям). Для получения объективных и сопоставимых результатов, характеризующих поведение животных, включая усвоение ими сигнальной информации о жизнедеятельности конспецификов и гетероспецификов, необходимо фиксировать все двигательные реакции, проявленные особями на объекты среды обитания, которые можно распознать по следам их жизнедеятельности (Мозговой, 1980, 2005а).

1.4.2. Информационно-знаковое поле

Опыт Н. П. Наумова по применению теории биологического сигнального поля в экологических исследованиях (Наумов и др., 1981) был дополнен своеобразной техникой троплений следов животных в естественных биоценозах (Мозговой, 1980). Это позволило получать сопоставимые количественные данные о поведении животных, выраженные через показатели информационно-знакового поля и параметры поведения (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, 2005а). При решении вопроса о том, какое влияние на особь оказывает биологическое сигнальное поле (Наумов, 1977б), в качестве «инструмента» исследования было предложено учитывать двигательные реакции самой особи, применяя метод зимних троплений (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992). Результаты таких исследований могут быть интерпретированы в качестве характеристик информационно-знакового поля (Мозговой, 2005а).

«Теория информационно-знакового поля представляет собой один из способов описания и изучения экосистем, биота которых включает млекопитающих» (Мозговой, 2005а, с. 2). «Информационно-знаковое поле млекопитающих – это экологическая система, выполняющая адаптивные функции. С одной стороны, информационно-знаковое поле включает воспринятые животными объекты и события внешней среды, в качестве носителей информации, с другой, – самих животных, в качестве пользователей и, одновременно, поставщиков информации для последующих посетителей биотопов. Структура данной информационно-знаковой системы складывается

из живых объектов и воспринятой ими среды обитания, причём отношения между ними доступны для исследования в форме двигательной активности животных, выраженной в параметрах поля. Функциональными элементами этой информационной системы являются комплексы двигательных актов, слагающиеся в определенное поведение, отвечающее внешнему воздействию, видовым, половым и возрастным характеристикам, навыкам и мотивациям животных» (там же, с. 11).

Параметры и непараметрические показатели информационно-знакового поля[10] задают комплексную характеристику среды обитания, причем среда предстает не в форме потенциальных возможностей, «скрытых» в ее ресурсах и условиях, а в том конкретном воплощении, в котором она воспринимается животными (Мозговой, 2004, 2005а). Знаковые поля отдельных особей, при их суммации, складываются в знаковое поле популяции (Мозговой, 2005а). Поскольку психическая деятельность млекопитающих, в силу достигнутой ими эволюционной ступени развития, носит знаковый характер (Sebeok, 1972, 1976, 2001; Темброк, 1977; Моррис, 1983а, 1983б; Соколов, Зинкевич, 1986; Леонтьев, 1994; Владимирова, Мозговой, 2004; Филиппова, 2004), адаптивное взаимодействие млекопитающих со средой обитания также имеет все признаки знакового процесса (Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мозговой, 2004).

Поведенческие реакции, зафиксированные в виде следов на снегу, могут использоваться исследователем в качестве маркеров, указывающих на получение животными информации (Формозов, 1959; Корытин, 1972в). Это справедливо в отношении людей и животных. «И. П. Павлов писал: «Ежеминутно всякий новый раздражитель, падающий на нас, вызывает соответствующее движение с нашей стороны; чтобы лучше, полнее осведомиться относительно этого раздражителя, мы вглядываемся в появляющийся образ, прислушиваемся к возникающим звукам, усиленно втягиваем коснувшийся нас запах; если новый предмет поблизости, стараемся осязать его» (Павлов, 1951, цит. по: Корытин, 1972в, с. 343). Такая информация может быть не только биогенной, как это предполагалось в теории сигнального поля (Наумов, 1977б), но также и абиогенной (Мозговой, 1980, 1982, 2005б; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998). Одна часть такой информации может быть полезна всем особям, проявляющим здесь активность, другая – интересовать только отдельных индивидов (рис. 4). Биогенная информация, находящаяся на пересечении знаковых полей отдельных особей и входящая в биологическое сигнальное поле, как оно понимается Н. П. Наумовым (Наумов, 1977в), может использоваться животными для передачи и

---

[10] Поскольку знаковый объект является дискретной единицей информации, выражение «знаковое поле» можно использовать вместо выражения «информационно-знаковое поле».

приема сообщений. Сигнальное поле является коммуникативной составляющей информационно-знакового поля.

«Сигнальное значение имеют и различные элементы среды: рельеф, почва, растительность, то есть общий характер ландшафта. По этим сигналам животные находят благоприятные биотопы даже вне связи с сигналами, оставленными другими особями» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 10).

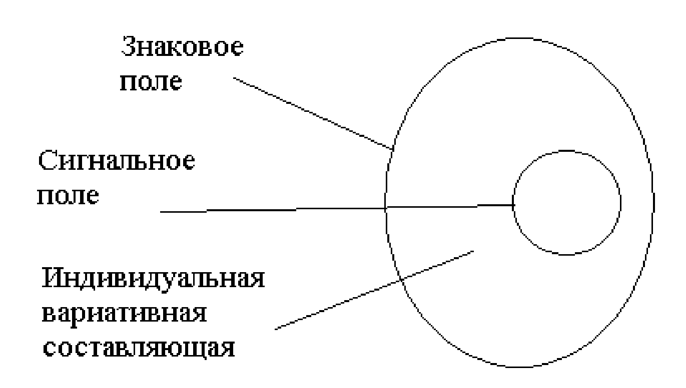


Рис. 4. Соотношение информационно-знакового (знакового) поля особи (Мозговой, 2005а) и биологического сигнального поля (Наумов, 1977в)

Встает проблема распознавания такого рода сигналов в ходе полевой работы. Имеются некоторые сложности с определением их значения для животных. Известно, что животные могут проявлять те или иные реакции, основываясь на памяти о прошлых собственных взаимодействиях с теми или иными объектами, находящимися в биотопе обитания. «Обычно при изучении мечения территории обращается внимание главным образом на отпугивающий эффект запаховых меток для чужих особей. Однако не менее важно то обстоятельство, что запаховые метки обладают привлекательным эффектом для хозяина территории, создавая для него комфортные условия, придавая ему уверенность в собственных силах» (Соколов, 1977, с. 250). Допустим, пахучая метка была нанесена особью на вновь появившийся хорошо заметный объект растительности или микроландшафта, и в последующем этот факт отразился в поведении зверей, проявивших двигательные реакции в связи с восприятием данного объекта. Допустим, животные на него ориентировались, изменяли направление передвижения после его восприятия, маркировали и перемаркировали объект. Тогда, без сомнения, данный объект является комплексным сигналом визуальной и ольфакторной модальностей,

принадлежащий биологическому сигнальному полю, как оно дано в трактовке Н. П. Наумова (Наумов, 1977б). А как решить вопрос о принадлежности к сигнальному полю какого-либо объекта, помеченного пахучей меткой, если, в данный момент наблюдения, зверь не проявил никаких поведенческих реакций в отношении этого объекта, поскольку в этот раз локомоция наблюдаемой особи возле данного объекта происходила не против ветра, а по ветру? Субъективность исследователя в определении множества возможных сигнальных объектов сводится к минимуму, если приоритетное значение придавать двигательным реакциям самих животных, а не предположениям зоолога о сигнальной функции тех или иных объектов среды обитания.

Известно, что запах маркировки, нанесенной животными в большом количестве в период подъема численности популяции, не выветривается и остается распознаваемым для зверей в течение нескольких лет. «Пахучее вещество попадает в полость носа с потоком воздуха. Дальность действия органа обоняния значительно меньше, чем органа зрения и слуха, особенно последнего» (Шепелева, 1971, с. 118). По-видимому, у некоторых видов животных складывается стереотип обхода индивидуального участка, базирующийся на последовательном считывании ольфакторной информации, ассоциированной с визуальными стимулами (Соколов, Рожнов, 1979 и др.). Такой стереотип включает, в качестве ориентиров, пахучие метки, которые обычно приурочиваются животными к хорошо заметным элементам ландшафта и растительности (Корытин, 1968а, 1968б, 1972б, 1974, 1988, 1998, 2001; Елизаров, 1970; Плешак, 1986; Соколов, Зинкевич, 1986; Соколов, Рожнов, 1979; Наумов и др., 1981; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2013е, 2013з и др.). В природе могут наблюдаться ситуации, когда запахи, исходящие от пахучих меток, могут быть распознаны животными, в то время как визуальные ориентиры, совмещенные с этими метками, исчезают (например, после снегопадов). При троплениях двигательные реакции животных, проявленные в ответ на восприятие таких стимулов, могут быть ошибочно определены как самопроизвольно возникающие реакции, в то время как по своему происхождению – это типичные реакции на объекты информационного поля, как оно описано Н. П. Наумовым (1973, 1977б и др.) и Д. П. Мозговым (1980, 2005 а). В этой связи следует помнить, что методика сбора полевого материала, соответствующая концепции информационно-знакового поля, как и иные полевые методики, не свободна от погрешностей.

Получая информацию о среде обитания, животные запоминанают особенности процесса собственной активности и наступившие последствия. При этом, в виде следов жизнедеятельности, они также создают информацию для тех животных, которые здесь будут проявлять активность позднее (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, 2005б) (фото 5 – 12). Наиболее адекватное отражение действительности животные получают, отражая

собственное поведение (особенно его результативность), а также изменения, произведенные ими в среде обитания (Бертон, 1972; Фабри, 1976, 1978, 1993; Симонов, 1981; Филиппова, 2004; Ahissar, Knutsen, 2008 и др.). Исследователь информационных аспектов поведения животных должен различать выше названные явления (Владимирова, 2009в, 2010з). Г. Кастлер, инициатор применения в биологии положений теории информации, писал, что в научных трудах, «определяющих ключевую дефиницию информологии», зачастую происходит смешение разных терминов, касающихся обнаружения, использования и генерации информации: «Возникновение информации из шума – это совсем не то, что обнаружение информации, замаскированной шумом, например, при выявлении ранее неизвестной закономерности». «Запоминание случайного выбора» служит «механизмом создания информации»; этот механизм отличается от «механизма обнаружения информации» (Кастлер, 1967, с. 29).

Для отдельной особи «процесс создания информации» об адаптивном взаимодействии со средой обитания представляет собой запоминание процесса и последствий собственного выбора, который относительно случаен. Это касается как выбора направления передвижения, так и выбора проявленных при этом реакций. Обнаружив следы других животных, включая гетероспецификов (или более ранние следы собственной активности), хищные млекопитающие чаще всего проявляют подражательное поведение, некоторое время перемещаясь по этим следам (Корытин, 1979, 1986; Матюшкин, 2005; Владимирова, Мозговой 2006а и др.). Затем активность предшественника, зафиксированная в виде следов, воспроизводится или не воспроизводится особью, в зависимости от биологического значения последствий наблюдаемой активности, а также в зависимости от состояния мотивации и возможностей памяти (Анохин, 1968; Бертон, 1972; Данилова, 1992; Симонов, 2001 и др.). Если следы предшественников указывают на успешную кормопоисковую активность, то у представителей видов близкой экологии, обнаруживших эти следы, любая функциональная форма активности, за исключением ухода от опасности, заменяется на некоторое время кормовым поиском (Владимирова, Мозговой, 2006а; Владимирова, 2010з и др.).

Число реакций, так же, как и прочие особенности адаптивного поведения, может быть предметом научного анализа (Мозговой, 1980). С зоопсихологической точки зрения, количество элементарных двигательных реакций, проявленных особью при восприятии какого-либо внешнего объекта или события, свидетельствует о степени детализации характеристик данного объекта. С экологической точки зрения, количество реакций, проявленных на объект, свидетельствует о степени соответствия среды, содержащей данный объект, биологической мотивации особи (в частности, о потенциальной возможности удовлетворения каких-либо потребностей животного, актуальных

на данный момент) (Мозговой и др., 1998; Мозговой, Владимирова, 2002). При полевых исследованиях одновременно с подсчетом числа объектов определяется их функциональное качество. Так, объект может быть пищевым, ориентировочным, способствующим скрытному или более удобному передвижению и т. д. Уточняется и функциональный характер ответной реакции особи, которая может быть ориентировочной, локомоторной, пищевой, поисковой, пассивно-оборонительной или активно-оборонительной, подражательной, исследовательской, территориально-маркировочной, коммуникативной, комфортной и др. (Владимирова, Мозговой, 2006а; Владимирова, 2012в, 2012л).

Собирать полевой материал, работая по методике исследования знакового поля, не так сложно, как это может показаться на первый взгляд (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Окунев, 1983; Фалин, 1986; Мозговой, Юдина, 1995; Владимирова, 2004а; Фокина, 2006; Склюев, 2010). Пройдя по следам заранее определенную дистанцию, например, 1000 *м*, зоолог подсчитывает общее количество объектов среды обитания, предположительное восприятие которых сопровождалось цепочками двигательных реакций, генерированных вытрапливаемой особью (или одной реакцией). Число объектов, приведенное к дистанции наследа определенной протяженности, с учетом следовых петель, характеризует анизотропность информационно-знакового поля вытрапливаемой особи. В это число входят и объекты, на которые были повторно генерированы цепочки реакций, при петляющих возвратах особи на свой наслед, как это часто наблюдается в поведении хищных млекопитающих. Предполагается, что в цепочках реакций, проявленных особью по восприятии средовых объектов, можно различить отдельные реакции по их отпечаткам. На этом основании исследователь подсчитывает число элементарных двигательных реакций, характеризующее напряженность знакового поля. Разумеется, число элементарных двигательных реакций, проявленных особью, подсчитывается на том же участке следовой дорожки, на котором рассчитывался показатель анизотропности. Здесь же подсчитывается и число функциональных классов объектов, вызвавших по восприятии какие-либо двигательные реакции вытрапливаемой особи. Число классов объектов характеризует величину знакового поля (Мозговой, Розенберг, 1992).

Фактические данные, полученные разными исследователями при работе по методике знакового поля, оказываются сопоставимыми только в том случае, когда исследователь хорошо разбирается в экологии изучаемого вида. Умение распознавать элементарные двигательные реакции, складывающиеся в унитарные реакции и, в конечном итоге, слагающие видовые стереотипы, а также знание приспособительных особенностей изучаемого вида – это условия, которые делают исследования подобного рода возможными (Мозговой, 2005а). В ходе обычной суточной активности животные проявляют достаточно

стереотипное поведение. «Фон, основную канву повседневной жизни животных составляют повторяющиеся, как правило, монотонные и малоэффективные события – действия, направленные на решение насущных жизненных проблем животных – поиск корма, обследование территории и т. д.» (Овсянников, 1986, с. 162). В естественных условиях млекопитающие реагируют движением или переменой типа двигательной активности только на «значимые» сигналы среды, существенные для их жизнедеятельности. Если обычная исследовательская мотивация, характерная для млекопитающих, не оказалась по какой-либо причине подавленной, животные обычно реагируют и на новые или необычные объекты (исследовательская мотивация может быть подавлена защитным или оборонительным поведением) (Мозговой, Розенберг, 1992; Александров и др., 2007 и др.). Протоколируя «рисунок» следов, в большинстве случаев можно выявить, какой знаковый объект внешней среды, а также какая поведенческая мотивация руководили двигательной активностью животного.

Е. Н. Матюшкин утверждает, что «для верного прочтения следовых записей требуется своего рода переводной код, в основе которого – разбиение следовых цепочек на функционально неравнозначные отрезки и их систематизация» <…> «Тут необходимы, разумеется, и сведения о метках, лежках, вообще обо всем, с чем приходится сталкиваться при троплении», – уточняет автор (Матюшкин, 2000, с. 415). В теории знакового поля таким «отрезкам следовых цепочек» аналогичны элементарные двигательные реакции особи (Владимирова, Мозговой, 2009).

Согласно математической теории сложных систем, особь, адаптирующаяся к условиям естественной среды обитания, является открытой системой, для которой характерна параметрическая и структурная неопределенность. В этой связи имеет смысл говорить не об одном дискретном входном воздействии, вызвавшем определенную выходную реакцию, а об их «вероятном подмножестве» (Месарович и др., 1973; Месарович, Такахара, 1978, с. 298; Флейшман, 1978 и др.). Это же справедливо и в отношении предполагаемой мотивации особи, поведение которой изучается по следам. На практике, в качестве показателей, регистрируемых при троплениях, учитываются те, которые исследователь в данных условиях полагает наиболее вероятными.

При исследовании знакового поля биолог ориентируется на реакции, проявленные животными в ответ на комплексное действие сигналов разной модальности. По ходу сбора полевого материала можно не разделять оптический, ольфакторный, тактильный и звуковой каналы ориентации (и коммуникации) животных, – если, конечно, не ставятся специальные задачи изучения модальных особенностей восприятия (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, 2005а). При этом следует помнить, что запахи, а также тактильная информация, полученная с помощью вибриссов, играют большую роль в жизни

млекопитающих [11] (Гептнер, 1967; Ahissar, Knutsen, 2008; Абрамов, Хляп, 2012 и др.).

Ведущим дистантным анализатором хищных зверей выступает обоняние (Корытин, 1972в; Wilson, 1977; Соколов, Зинкевич, 1986; Суров, 2006 и др.). Зрительные ориентиры, например, элементы растительности и микрорельефа, следы других особей, свои следы, оставленные ранее, тропинки и проселочные дороги, также влияют на передвижение куньих и псовых. Кроме того, родентофаги воспринимают звуки активности мышевидных грызунов, доносящиеся из-под сугробов, изменяя направление хода после их восприятия. На передвижение особи могут повлиять звуки работающей автотракторной техники, выстрелы, шумы крыльев вспорхнувших птиц, шуршание снега, упавшего с дерева и т. д. Все это побуждает исследователя быть предельно внимательным при троплении.

Восприятие зрительных ориентиров, в отличие от восприятия запаховых, меньше зависит от погодных условий (направления ветра, температуры, влажности) (Корытин, Азбукина, 1986 и др.). Как правило, запаховые метки приурочиваются животными к зрительным ориентирам, обеспечивая аккумуляцию информации в природной среде (Наумов, 1970; Корытин, 1986; Рожнов, 2002; Матюшкин, 2005; Эрнандес-Бланко и др., 2005; Владимирова, Мозговой, 2006а; Ванисова и др., 2013 и др.).

Важная характерная черта пространства, в котором обитают живые организмы – его структурно-функциональная неоднородность. Свойства среды обитания проявляются в разной степени в зависимости от направления передвижения, выбранного особью. Траектории передвижений животных, обусловленные внешними ориентирами, обычно выражаются геометрически прямыми линиями; извилистая следовая дорожка наблюдается при отсутствии внешнего ориентира, определяющего перемещение особи (ориентиры могут быть визуальными и ольфакторными). Прямолинейные следы свидетельствует, что животное направляется к данному объекту. Сведения такого рода нужны для определения расстояния обнаружения животными сигналов разной модальности (т. е. «дальнодействия анализаторов») (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 32). Иногда животные не реагируют, судя по их следовой дорожке, на хорошо заметные объекты. Тем не менее, эти объекты фиксируются в полевом журнале отдельной статьей учета, поскольку бывает так, что через некоторое время причины необычного отсутствия реакции становятся очевидными. Реакция отсутствует, к примеру, если животное реализует такую мотивацию, для которой данные классы объектов не имеют прагматической ценности. Так, встревоженная особь уходит от опасности, игнорируя пищевые объекты или

---

[11] Например, у типичного древолаза лесной куницы вибриссы имеются (кроме головы и шеи) на груди, брюхе и нижней поверхности лап (Ahl, 1986; Derdikman et al., 2006 и др.).

знаки кормового поведения других особей. Иногда наблюдается явление суммации, и повторяющиеся знаки подпороговой интенсивности становятся сигналами, изменяющими ход поведения (Владимирова, Мозговой, 2007а).

Количественные характеристики знакового поля определяются по двигательным реакциям, продуцированным особями. При детальных троплениях следов животных фиксируются функциональные формы активности, различающиеся по своему физиологическому значению (Armstrong, 1991; Vladimirova, 2011; Сахаров, 2012 и др.). Сигнальная активность животных инициирована восприятием внешних объектов, а самопроизвольно возникающая активность – внутренними (или нераспознанными) причинами (Владимирова, Мозговой, 2010 г). Поскольку в полевых условиях иногда бывает сложно дать однозначный ответ на вопрос о том, является ли данная поведенческая реакция самопроизвольной, или она проявилась как ответ на восприятие внешней информации, было предложено регистрировать все дискретные двигательные реакции животных, которые можно распознать по их следам (Мозговой, Розенберг, 1992).

Млекопитающие, обитающие в естественных биотопах, ориентируются, оценивая внешнюю среду комплексно (Напалков, 1986 и др.). При этом зрительные стимулы, в силу их относительной стабильности во времени, играют важнейшую роль в формировании пространственных представлений (Орлов, 1970; Соколов, Зинкевич, 1986 и др.). «Успешность использования животными внутренних пространственных карт основана на стабильности расположения объектов внешней среды» (Зорина, Полетаева, 2002, с. 94). Поэтому, передвигаясь в естественном биотопе по следам зверей, полевой зоолог часто имеет возможность выяснить, какая информация пространственного характера, полученная наблюдаемой особью, послужила сигналом к проявлению той или иной ответной реакции, двигательной или экскреторной, или побудила животного переменить форму активности.

В тех случаях, когда двигательная реакция особи была вызвана внутренними (или нераспознанными) причинами, а также в случаях, когда объект или событие, инициировавшие ответное движение животного, невозможно реконструировать ретроспективно, предлагается регистрировать просто факт наличия двигательной реакции, зафиксированной в следах. Поведенческая реакция такого рода также несет информацию о поведении адаптирующейся особи. Эта информация потенциально доступна для «считывания»: как исследователю, изучающему знаковое поле, так и животным, посетившим территорию позднее наблюдаемой особи (Владимирова, Мозговой, 2010г).

Некоторые объекты или события, «отреагированные» особью при их восприятии, представляют собой следы деятельности конспецификов или гетероспецификов. Это объекты биологического сигнального поля, как оно

понимается Н. П. Наумовым (Наумов, 1977б). Другие объекты, воспринятые и отреагированные наблюдаемой особью, служат для ее территориальной ориентации или являются пищевыми. Некоторые объекты имеют антропогенное происхождение. О физической природе некоторых объектов, на которые, судя по следам, была проявлена реакция животного, на момент обнаружения следов исследователь, может только догадываться. Например, след на снегу «на самом деле» представляет собой отпечаток двигательной реакции животного, генерированной в ответ на выстрел охотника. Как распознать, какие именно реакции слагают поведение, порожденное воздействием объектов знакового поля, а какие – являются результатом самопроизвольной активности особи? В некоторых случаях это невозможно. Тем не менее, при рассмотрении функционирования знакового поля во временной протяженности, оппозиция реакций, порожденных внешним воздействием, и реакций самопроизвольных, не является принципиальной. Знаковые объекты отмечаются по поведенческим реакциям, зафиксированным в следах. Сами следы, как результат суммы сигнальной и имманентной активности, представляют собой временно функционирующие («нестабильные») объекты биологического сигнального поля (Наумов и др., 1981, с. 46), которое потенциально может быть распознано другими особями.

Возникает вопрос о происхождении терминологии теорий информационных полей Н. П. Наумова и Д. П. Мозгового. В библиографии к работе 1981 года (Наумов и др., 1981) приводятся работы немецких гештальтпсихологов – В. Келера, К Коффки, К. Левина (Koffka, 1935; Kohler, 1929; Lewin, 1943). Ученые этого направления широко использовали понятия перцептивного и зрительного полей, что указывает на возможную преемственность терминологии гештальтпсихологии и теории биологического сигнального поля. В психологии, «поле» – это «совокупность переживаемых субъектом актуальных побудителей его активности»; «с помощью понятия поля характеризуется поведение субъекта в той или иной конкретной ситуации в зависимости от принятой им ориентации» (Краткий…, 1985, с. 248). Таким образом, исходя из отсылок к гештальтпсихологам, можно предположить, что понятие поля, как оно используется в работах Н. П. Наумова (Наумов, 1977б и др.), указывает на топологические аспекты адаптивного поведения животных, проявляющих активность в «биологическом сигнальном поле», а также на использование сигналов поля в качестве аттаракторов, организующих активность. Это соответствует смыслу текстов Н.П. Наумова, как он истолковывается последователями этого замечательного ученого (Никольский, 2010, 2013; Ванисова, Никольский, 2012 и др.).

С другой стороны, «термин «поле» – метафора, заимствованная биологами и психологами из научной лексики физики. Одна из основных ролей метафоры в науке заключается в том, что, будучи положены в основу разрабатываемых

концепций, метафоры не только приобретают новый смысл в контексте новой ситуации, но также доносят те или иные стороны первоначального смысла термина, создавая значение комплексно, интуитивно, с помощью образных и ассоциативных сближений (Седов, 2000). Использование понятия «поле» в нефизических науках предполагает, что конкретные исследования посвящаются следующим вопросам: 1) анализу совокупности элементов, которые рассматриваются как функционально-инвариантные группы, 2) исследованию своего рода комплекса, структуры или системы, в которой акцент делается на взаимодействие элементов, 3) взаимодействие элементов может частично осуществляться по принципу взаимосвязи (оба элемента определяют друг друга) или по принципу причинной связи (один элемент определяется другим).

Решающим признаком для того, чтобы данную систему взаимодействующих элементов назвать «полем», выступает наличие сил, которые можно обнаружить по их воздействию на элементы, привнесенные в распознаваемое поле. Функционирование элементов, слагающих систему, определяется их положением в этой системе. Поле рассматривается как своего рода безостановочная формообразующая тяга, оказывающая воздействие на живые системы (Климов, Любищев, 1991). Метафора «поле», почерпнутая из физики, предполагает распознавание поля по результату действия на внесенный в поле элемент неких «сил», которые приводят к изменению «поведения» (свойств) элемента. Различительным признаком того, учитывать или не учитывать те или иные объекты в качестве слагаемых биологического поля, выступает не предполагаемый исследователем факт преднамеренной коммуникации животных, а двигательная реакция особи на внешний объект или событие, что и подчеркивается применением термина «поле» (Мозговой, 2004, с. 344).

Интересно, что гештальтпсихологами понятие «поле» применялось в начале XX в. для моделирования процесса поведения живых организмов в открытых системах (Левин, 1980). Предполагалось, что конкретное элементарное движение, совершаемое особью, может быть обусловлено не одной причиной, а целым рядом. Такими причинами являются память, намерения, опыт, характер, привычки, возраст, пол, мотивация адаптирующейся особи. При этом, несмотря на мультифункциональную обусловленность поведения, подчеркивалось доминирование настоящего момента в теоретических построениях, описывающих поведение. К. Левин писал: «Всякое поведение или всякое изменение в психологическом поле зависит только от психологического поля в тот момент времени» (Левин, 2000, с. 72). Ссылки на работы К. Левина и других гештальтпсихологов содержатся в текстах по сигнальному полю (Наумов и др., 1981, с. 75). Актуальность настоящего момента в детерминанции поведенческой активности может быть выявлена с помощью фиксации двигательной реакции, проявленной особью в

этот момент. Это подчеркивание значимости настоящего момента и является основной методологической инновацией Д. П. Мозгового в его подходе к исследованию информационных полей млекопитающих (Владимирова, Мозговой, 2010г), наряду с опосредованным исследованием информационного поля, на основании анализа реакций, проявленных животными (Никольский, 2010).

Главное значение в науке имеют не «строгие» определения понятий, а практические следствия их применения (Степанов, 1967; Пирс, 2010 и др.). Очевидна важность исследования вопросов, поднятых в теориях информационных полей животных, – биологического сигнального поля (Наумов, 1973, 1977б; Наумов и др., 1981) и информационно-знакового поля (Мозговой, 1980, 2004, 2005б; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998). Н. П. Наумов с соавторами пишет: «Проблема существования в поле восприятия животного системы постоянно или временно действующих «очагов» стимуляции, канализирующих его активность, представляет большой интерес, подступы к ее решению неоднократно разрабатывались (Koffka, 1935; Hediger, 1961; Carpenter, 1964; Левин, 1980, 2000).

Экологический аспект проблемы наиболее полно был сформулирован Н. П. Наумовым (1973), предложившим концепцию «сигнального поля», т. е., совокупности сигнальных значений изменений, вносимых деятельностью животных в окружающую среду. Исследование этого феномена пока не вышло из описательного этапа, так как аналитический подход в этой области наталкивается на крайнюю недостаточность фактического материала. «Дать описания или хотя бы наметить пути описаний, которые могли бы использоваться при анализе факторов, управляющих поведением, очень трудно. Прежде всего, это обусловлено тем, что системы внешних стимулов одновременно действуют в разных модальностях (оптической, акустической, запаховой и т. д.) и оказывают на животное непрерывно меняющееся воздействие. Поэтому нам кажется, что даже общие наблюдения, дающие возможность, на первых порах, хотя и нечетко, рассмотреть фрагменты действия сигнального поля или распутать самые короткие причинно-следственные цепочки, сейчас очень важны» (Наумов и др., 1981, с. 31).

Отдавая дань уважения создателю теории биологического сигнального поля, есть смысл привести еще одну цитату из работы Н. П. Наумова: «популяцию нельзя оторвать от внесенных ею в окружающую среду приспособительных изменений: специфического микроклимата, сложной системы сигнализации, комплекса убежищ, путей сообщений, водопое и других условий, обеспечивающих существование и комфорт организмов» (Наумов, 1977а, с. 93). «Средообразующая деятельность организмов приводит к тому, что внешняя для организмов среда – определенные ее элементы – становятся частью популяций и биоценозов. В среде пролегают каналы передачи

информации и накапливаются вносимые организмами изменения. Таким образом, следует признать, что несущие биологическую информацию элементы измененной среды принимают на себя функции аппарата памяти и управления в надорганизменных системах. В отличие от организмов с их отчетливо структурированным аппаратом управления, использующим преимущественно «проводные» связи, в популяциях и биоценозах они обеспечиваются общением особей с помощью разного рода дистантной и контактной сигнализации. Благодаря этому управление в надорганизменных системах приобретает статистико-вероятностную основу (Ляпунов, 1964). Она отличается тем, что функционально обусловленные сигналы имеют ненаправленный характер и работают по типу «обращение всех ко всем». В сущности, обмен информацией происходит путем «вывешивания объявлений». Он не обеспечивает строго адекватной реакции, характер которой зависит от поведенческой ситуации и состояния (реактивности) партнеров-акцепторов. Так возникает биологическое сигнальное поле, внешнее по отношению к организмам» (Наумов, 1977б, с. 94).

Поскольку знаковое поле является открытой «информационной системой комплексной (биогенной и абиогенной) природы, факторы которой организуют поведение животных», «оно представляет собой пространственно-временной информационный континуум, определяющий функционирование экологической системы и, одновременно, формируемый данной системой в процессе ее активности» (Мозговой, 2005а, с. 11). «В том случае, когда ставится цель распознать действие такой системы на отдельную особь, необходимо зарегистрировать поведенческие реакции животных, реализованные ими в ответ на воздействие знаковых объектов поля» (Мозговой, Розенберг, 1992).

Так же, как теория биологического сигнального поля (Наумов, 1977б), теория знакового поля предполагает, что «через среду обитания возможен опосредованный обмен опытом между особями, поколениями одного вида и разными видами животных, то есть, по существу, обмен информацией». Такое информационное «сообщение» «не имеет адресата, как это бывает при непосредственных контактах животных, например, при общении родителей и детенышей» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 8). Обмен сведениями через следы, оставленные в среде совместного обитания, действует как информация, адресованная не какой-то конкретной особи, а всем тем, для кого она имеет значение. Например, ольфакторная метка маркирования территории на границе индивидуального участка представляет собой знак, адресованный «потенциальным нарушителям границ или потенциальным половым партнёрам в период размножения». Другие знаки – «следы кормежки, комфортного поведения, «просто» следовая дорожка животного» – могут не иметь адресата. Для животных, которые восприняли эти знаки, следы такого рода могут нести важную информацию, например, сведения о наличии на участке того или иного количества потенциальных кормов. Следовательно, при «обмене» знаками

через объекты среды совместного обитания, «направление информационного потока» преимущественно задается не намеренными действиями отправителя знакового сообщения, а активностью потенциальных получателей информации, если они проявят внимание к ранее оставленным в среде «следам деятельности животных» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 8).

Изучение знакового поля, так же, как и любая другая научная деятельность человека, ограничивается возможностями примененных методов познания. Из философской гносеологии и методологии современной науки известно, что какой бы совершенной ни была используемая методика, она даст, в конечном итоге, лишь «асимптотическое приближение» к реальности и истине. В связи с этим, функция исследователя заключается в выборе методов, наиболее адекватных поставленным исследовательским задачам, заботе о максимальной объективности, а также в осознании той или иной степени ограниченности используемого научного метода.

В отношении способов достижения максимальной объективности, при изучении поведения животных различными методами, среди исследователей нет единогласия. Долгое время считалось, что электрический инструментарий, оснащенный самописцами и приборными досками – необходимое условие потенциальной воспроизводимости результатов и объективности работы (Шилов, 1961). Позже стали обращать внимание на главенство «качественных» теоретических моделей (Гиляров, 1990, 1998). Есть точки зрения, согласно которым использование приборов, возможное в лабораторных условиях, не дает заранее определенных преимуществ перед наблюдением поведения животных, проведенным в полевых исследованиях (Дьюсбери, 1981). Исследователь сенсорной физиологии животных Г. Тамар указывает, что так называемые «объективные» наблюдения электрофизиологов вовсе не обязательно содержательнее и полнее «субъективных» данных зоопсихологов: «Электрофизиологические результаты субъективны: в том смысле, что относятся только к одному параметру сложного феномена поведения» (Тамар, 1976, с. 29). Напротив, метод детальных троплений следов животных в полевых условиях принимает во внимание последовательный ряд поведенческих реакций как целостный многофакторный процесс, генезис и дальнейшее развитие которого также могут наблюдаться исследователем.

Д. П. Мозговой подчеркивал, что предложенная им методика исследования информационных взаимодействий особи и среды с помощью учета параметров знакового поля «имеет ряд ограничений». Не всегда удается однозначно «определить объект или событие среды», на которое животное отреагировало движением. Это умение приходит с опытом полевой работы. Иногда по следам на снегу невозможно достоверно идентифицировать материальный носитель знака (сигнала), «вызвавшего соответствующую двигательную реакцию». «Поэтому возможны случаи, когда из-за неумения определить физико-

химический носитель сигнала, движение животного классифицируется как ориентировочная реакция» (Мозговой, 2005а, с. 27).

Кроме того, методом зимних троплений следов животных сложно учитывать деятельность особи (или стаи) по передаче или восприятию звукового сигнала. Акустический канал общения играет важную роль в передаче сообщений у многих видов животных, например, у псовых, причем вокальные сигналы могут восприниматься как конспецифическими партнерами, так и особями других видов (Майнарди, 1980; Володин и др., 2001; Соколов и др., 2001; Эрнандес-Бланко и др., 2005). Кроме того, важнейшим аспектом, влияющим на динамику поведения млекопитающих, является хеморецепция (Новиков, 1970; Наумов, Гольцман, 1972; Рожнов, 1990, 2004, 2005; Гольцман, Крученкова, 1991; Соколов, Чернова, 2001). Подсчитывая параметры информационно-знакового поля по Д. П. Мозговому (1980, 2005а) и Г. С. Розенбергу (Мозговой, Розенберг, 1992), принимают во внимание только те реакции зверей на ресурсы среды обитания, которые «доступны визуальному фиксированию». Это замечание также указывает на ограничения, порожденные спецификой метода исследования.

Млекопитающие разных видов в различной степени зависят от характеристик знакового поля; в большей степени популяционный гомеостаз связан с состоянием поля у тех видов, которые имеют сложную биосоциальную структуру, достаточно развитую психику, охраняют территорию и часто осуществляют подражательное поведение (Владимирова, 2009б).

Положения теории биологического сигнального поля Н. П. Наумова (1977б) несколько отличаются от положений теории, разработанной Д. П. Мозговым (Мозговой, 1980, 1982, 2004, 2005б; Мозговой, Розенберг, 1992). Обычно, когда экологи говорят о сигнальном поле, они имеют в виду представления Н. П. Наумова о влиянии следов деятельности животных на интегративные процессы в популяции. В том случае, если ставятся сравнительные задачи исследования информационных процессах в зооценозах, с применением техники детальных троплений следов и учетом количественных показателей информационных взаимодействий особи и среды, есть смысл говорить о информационно-знаковом поле.

Методы сбора полевого материала, примененные Н. П. Наумовым с соавторами (Наумов и др., 1981), существенно отличаются от методов сбора материала по информационно-знаковому полю. В первом случае регистрируются так называемые «очаги стимуляции, канализирующие активность особи», то есть объекты среды, ранее испытавшие воздействие адаптирующихся особей. В теории информационно-знакового поля принимаются во внимание все объекты, на восприятие которых животные ответили двигательной реакцией. Полагается, что такой подход позволяет получать объективные данные, которые в дальнейшем могут быть применены

для истолкования значения различных элементов среды в экологии животных. Деятельность особей становится основным фактором, ориентирующим исследование. Зоолог идет по следам изучаемого животного и не нуждается в корректировке собственного маршрута в зависимости от поставленных задач. При этом результаты наблюдения в природе ориентируются на предпочитаемые животными стации и отдельные объекты и события среды не в общих чертах, а в максимально конкретной форме (Мозговой, 2005в).

В ранних работах Д.П. Мозгового (1980) употребляется термин «биологическое сигнальное поле» для обозначения той же сущности, которая в его более поздних работах получила название информационно-знакового поля (Мозговой, 2005а). Основные показатели информационно-знакового поля (анизотропность, напряженность и величина поля) было предложено регистрировать создателем этой теории Д. П. Мозговым (1980). Дальнейшая разработка экологического и этологического смысла основных показателей, а также разработка дополнительных показателей («ценность одного знакового объекта», «эквивалентная дистанция») проведена Д. П. Мозговым с соавторами (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, Юдина, 1995; Мозговой и др., 1998; Владимирова, Мозговой, 2010г). Г. С. Розенберг предложил наделять показатель «ценность одного знакового объекта» знаком «плюс» или «минус», в зависимости от того, разыскивает особь объекты такого рода или избегает встреч с ними (Мозговой и др., 1998). Было исследовано зоопсихологическое и зоосемиотическое значение понятий теории информационно-знакового поля (Мозговой, Владимирова, 2002), предложено рассчитывать «показатель мотивации» (Владимирова, Мозговой, 2006б), а также определять «удельную анизотропность» и «удельную величину».

Объекты знакового поля несут сведения, объем и содержательные характеристики которых определяются материальными свойствами сигнала и функциональным состоянием особи, воспринимающей данный сигнал (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2006б). Структура, функционирование и динамика информационно-знакового поля могут быть определены количественно. Для этого используются следующие показатели.

1. Анизотропность поля – количество объектов, при восприятии которых реципиент знаковой информации (вытрапливаемая особь) проявил какие-либо двигательные или экскреторные реакции.

2. Величина поля – количество классов объектов внешней среды, составивших показатель «анизотропность поля». Как и предыдущий показатель, величина поля рассчитывается на основе поведенческих реакций, продуцированных животными в ходе адаптивной активности в естественном биотопе обитания при восприятии объектов данных классов.

3. Напряженность поля – количество элементарных двигательных реакций вытрапливаемой особи, проявленных ею в ходе восприятия информации,

заключенной в объектах и событиях среды обитания (Мозговой, Розенберг, 1992).

Если в ходе одного тропления особь возвращается к восприятию ранее воспринятых и отреагированных объектов (т. е. идет некоторое время в обратном направлении, петляет), то такие повторные восприятия тех же самых объектов вновь учитываются при расчете показателя «анизотропность поля». В ранних текстах Д. П. Мозгового (1980, 1985а) показатель «анизотропность поля» носил название «плотность поля».

Также было предложено использовать дополнительные показатели знакового поля («*ценность одного знакового объекта*» и «эквивалентная дистанция») (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, Юдина, 1995). Это расшило круг задач, решаемых посредством анализа информационно-знаковых полей особи, популяций и коинформативного комплекса популяций экологически близких видов животных (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2007а, 2007б). Охарактеризуем дополнительные показатели знакового поля.

4. Ценность одного (отдельного) объекта – число элементарных двигательных реакций, продуцированных особью в ответ на восприятие этого объекта (Мозговой и др., 1998).

5. Эквивалентная дистанция – расстояние (в метрах), при прохождении которого вытрапливаемая особь совершает (в среднем) заранее определенное количество элементарных двигательных реакций, равное 100 реакциям (Мозговой, Юдина, 1995). Приведение показателей знаковых полей животных разных видов к эквивалентной дистанции позволяет проводить межвидовые сравнения. Для животных разных видов, отличающихся размерами и темпами жизненных процессов, получаются сравнимые количественные выражения анизотропности и величины поля, при постоянном значении напряженности, равном 100 реакциям. Эквивалентные дистанции животных разных видов равны по количеству элементарных реакций, реализованных при их прохождении (их 100), но могут значительно отличаться по метражу.

Дополнительный параметр «ценность одного знакового объекта» выступает промежуточным параметром при расчете напряженности знакового поля. (Сумма ценностей отдельных знаковых объектов дает показатель напряженности знакового поля) (Мозговой, Розенберг, 1992, Владимирова, 2004в и др.). В некоторых случаях определение информационной ценности одного знакового объекта вызывает затруднение. Ценность одного знакового объекта не может быть большой, так как этот показатель отражает степень внимания животного к заключенной в знаковом объекте информации (Мозговой, 2005а). Внимание у зверей – непроизвольное, подвижное и избирательное; оно базируется, главным образом, на ориентировочной реакции

(Павлов, 1951; Хайнд, 1975; Дубровинская, 1985; Суворов, Таиров, 1985; Наатанен и др., 1986; Гусев, 2007 и др.).

Показатель «напряженность знакового поля» может быть дополнительно разделен по классам объектов, восприятие которых инициировало элементарные реакции (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2006а и др.). В основном, внимание у млекопитающих направлено на классы объектов, обладающих потенциальной возможностью удовлетворения их актуальных биологических потребностей, а также на новые и необычные объекты среды обитания (Анохин, Судаков, 1993; Гапонов, Простаков, 1998; Владимирова, Савинов, 2013 и др.). Знаковый объект, заключающий в себе большой объем информации и много соответствующих потенциальных функций, не может длительное время удерживать внимание животного: внимание перемещается, отвлекается на другие знаковые объекты среды обитания (Мозговой, 2005а).

Основные показатели знакового поля особи (анизотропность, величина и напряженность) рассчитываются на определенную протяженность следовой дорожки. Для лисицы обыкновенной протяженность следовой дорожки, выбранная в качестве эталона, составляет 1000 *м*. Среднестатистическая особь лисицы обыкновенной, адаптирующаяся в естественной среде обитания в пределах видового ареала, за путь этой протяженности воспринимает все классы знаковых объектов, имеющие решающее значение для выживания, продуцируя при этом около 100 элементарных двигательных реакций (в антропогенной среде – около 110 реакций) (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 29, 41; Владимирова, 2004в).

Ресурсы и условия данного местообитания представлены рядом различных объектов. Используя терминологию знакового поля, предложенную Д. П. Мозговым (2005а) можно сказать, что биологическое значение объектов знакового поля определяется объективно по ответным двигательным реакциям особей, продуцированным в ходе их жизнедеятельности, и может быть выражено в количественной форме. Иными словами, появляется возможность объективного и детального изучения «реализованной экологической ниши» (Hutchinson, 1978). В другой терминологии, индивидуальное знаковое поле отдельной особи можно назвать, пользуясь терминологией Г. Темброка, «элементарной, или основной средой внешнего самоконтроля» (Темброк, 1977, с. 253).

«Следует подчеркуть, что характеристика параметров биологических полей через реакции животных не означает, однако, что внешняя среда должна рассматриватся как пассивный фон, на котором осуществляются те или иные реакции организма на значимые для него сигналы. Именно внешней средой определдяется диапазон и информационная насыщенность тех объектов среды, на которые реагирует особь. Имеет место, естественно, взаимодействие среды и

организма. Но выбор тех, а не других сигналов среды определяется именно организмом, возможностями его рецепторных органов и анализаторными способностями» (Мозговой, 1980, с. 122).

Употребление понятий «анизотропность знакового поля» и «сигнальное поле» в экологических контекстах может вызвать вопросы и недоумение. Есть смысл разъяснить возможные принципы их употребления. Понятия «анизотропность» и «сигнал», кроме их привычного употребления в физике, технике и семиотике, используются также в теории сложных систем и кибернетике (Теплов, 1963 и др.), и этот факт помогает выявить дополнительные (коннотативные) смыслы этих понятий, заимствованные экологами. «Система анизотропна, если ее свойства по всем направлениям неодинаковы» (Теплов, 1963, с. 21). Таким образом, потенциальная неравноценность направлений пространства, – для особи, мотивированной биологической потребностью, – может быть передана понятием «анизотропность» (Владимирова, Мозговой, 2006б).

Как правило, «сигнал» – это команда, задаваемая системе извне (при этом целесообразность действий системы также полностью задается извне) (Теплов, 1963, с. 38). «В тех случаях, когда поведение системы определяется ее собственной способностью превращать нецелесообразные внешние воздействия – сообщения – в целесообразную реакцию, возникает замкнутая сигнальная система автомата, в которой сообщение и команда связаны отношением, опирающимся на приоритет целесообразности. Сигналы определяют порядок действий, а энергия (для этих действий) находится в самих системах» (Теплов, 1963, с. 38, 45). Это значит, что биологическое сигнальное поле обозначает организованную систему, управляющую поведением особи, проявляющей в нем активность. При таком подходе особь также понимается как система, но система более низкого уровня, по сравнению с системой, называемой «биологическое сигнальное поле», и может ею управляться (Владимирова, Морозов, 2014). Формализация адаптивного поведения млекопитающих, проведенная на основе материалов зимних троплений, проведена с помощью модели автоматного преобразователя внешней информации. При этом отбор дискретной единицы внешней информации для дальнейшего двигательного отреагирования задается целесообразностью текущей функциональной формы поведенческой активности (Владимирова, 2012г; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014).

Охарактеризуем экологическое и зоопсихологическое значение показателей знакового поля (Мозговой, Владимирова, 2002; Владимирова, Мозговой, 2010г). Анизотропность поля является показателем избирательности взаимодействия животных со средой своего обитания. Величина поля – показатель способности животных к узнаванию идентичных объектов и проявлению в идентичных внешних и внутренних условиях стереотипных

двигательных и экскреторных реакций. Напряженность поля – показатель интенсивности двигательного взаимодействия особи с внешней средой; взаимодействия, проявленного в ходе приспособительной активности. Ценность объекта знакового поля отражает статус данного объекта, имеющего субъективное значение для вытрапливаемой особи, мотивированной какой-либо естественной потребностью. Ценность определенного объекта равна количеству элементарных реакций, проявленных особью при его восприятии. Эквивалентная дистанция дает информацию об интенсивности деятельности особи (или группы) по изменению среды обитания, т. е. дает количественное выражение «информационной экспансии» изучаемой особи или группы.

Показатели «анизотропность знакового поля» и «напряженность», по своим статистическим признакам, – параметры. Показатель «величина поля» обычно имеет непараметрическое выражение, в связи с функциональной неоднородностью знаковой информации, содержащейся в объектах поля и влияющей на поведение животных (Владимирова, 2004а). Величина поля отражает способность животных к элементарной дифференцировке и обобщению явлений окружающего мира. В общем случае, все классы объектов знакового поля можно разделить на три группы (Мозговой и др., 1998). Первую группу составляют классы объектов территориальной природы, организующие ориентацию особи по ходу ее активности в биотопе обитания. Вторую группу составляют классы объектов, разыскиваемые особью, третью – классы объектов, избегаемые особью (там же). Показатели знакового поля описывают взаимодействие особи со средой обитания, а также восприятие различных свойств внешнего мира особью, внутрипопуляционной группой или популяцией. Также они отражают степень соответствия условий биотопа ожиданиям мотивированных животных, уровень дискретизации объектов и событий среды обитания, проявленный животными в ходе знакового взаимодействия с внешним окружением (Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2002; Мозговой, Владимирова, 2002).

Показатели знакового поля позволяют выразить особенности жизнедеятельности обитателей данного биотопа в качественной и количественной форме, через характеристику внешних сведений, воспринятых и использованных животными (имеются в виду сведения о ресурсах и условиях среды обитания). Одновременно, появляется возможность оценить информационные и материально-энергетические аспекты поведения отдельной особи (или внутрипопуляционной группы, популяции, группы популяций), – как непосредственно, так и через восприятие других животных, входящих в данный зооценоз (Мозговой, 2005в). Учет информационных и материально-энергетических аспектов поведения, осуществленный по двигательным реакциям, проявленным животными, позволяет это сделать наиболее объективно (рис. 5).

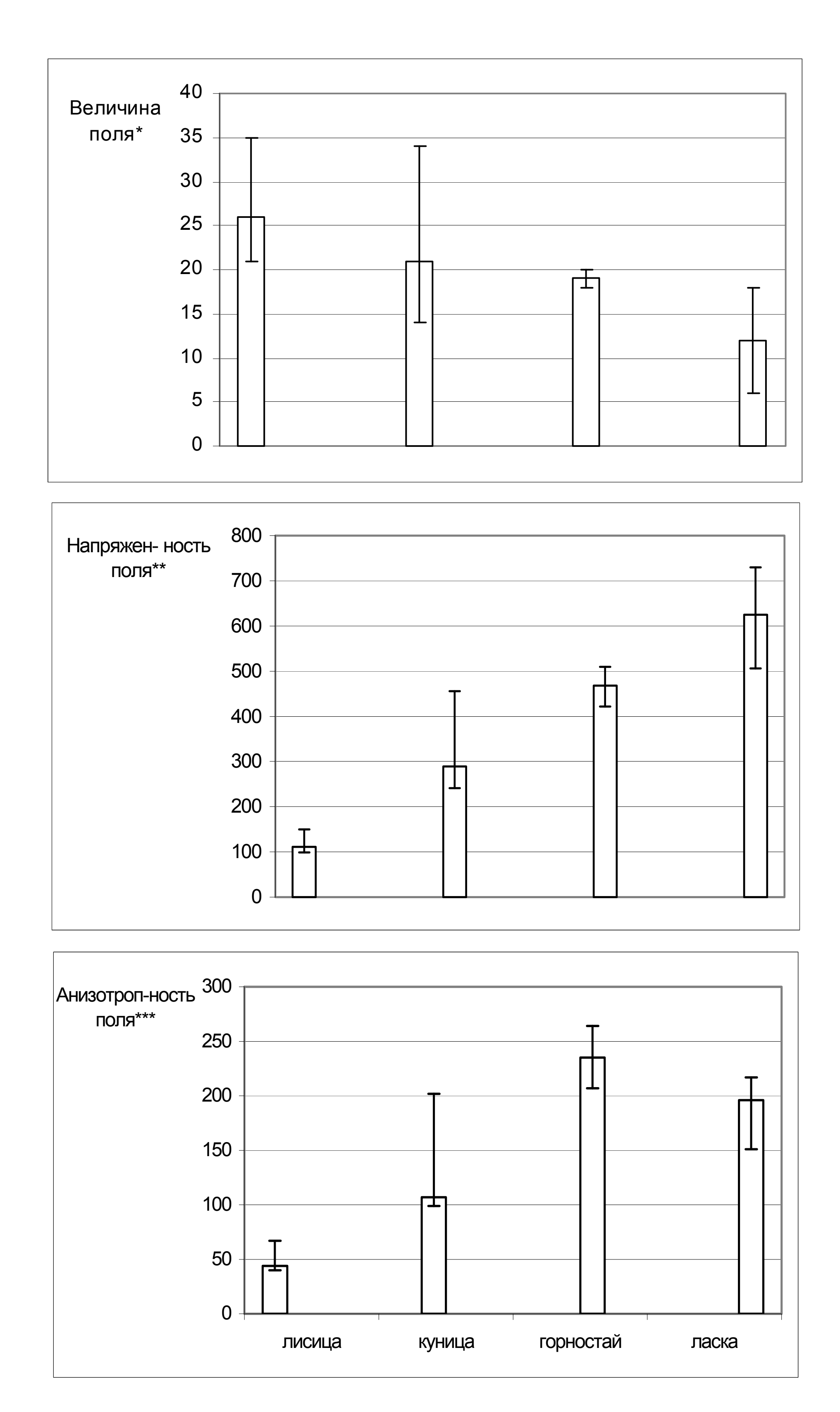


Рис. 5. Параметры знакового поля лисицы и куньих, обитающих в пойменных лесах Самарской области и Южного Урала. Обозначено: (*) – число классов объектов, воспринятых животными, в расчете на эквивалентную дистанцию (*величина поля*); (**) – число элементарных двигательных реакций, на 1000 *м* следов

(*напряженность*); (***) – число воспринятых объектов, на 1000 *м* следов *(анизотропность)* (Из: Мозговой, 2005а)

Можно видеть (рис. 5), что разнообразие классов объектов, воспринятых особью при генерации 1000 *м* следовой дорожки (величина поля), наиболее широко у лисицы, – родентофага, обладающего (среди исследованных видов) самой сложной психикой, а числа элементарных реакций (напряженность) и воспринятых объектов (анизотропность) – выше у зверей мелких размеров. В целом, теория информационно-знакового поля позволяет дать количественную оценку процессам, «сводящим» многообразие внешних воздействий на особь к ограниченному числу ее ответных реакций (Мозговой, 2005а). С позиций теории экологической ниши, показатели знакового поля дают количественную характеристику свойств среды обитания, актуальных для животных какой-либо экологической или таксономической группы (Розенберг и др., 1999). Элементы среды и поведения, дающие в сумме показатели знакового поля и формализованные позднее (Владимирова, Морозов, 2014), характеризуют свойства среды обитания в качественном отношении.

При работе по методике знакого поля непрерывный поток поведения животных, зафиксированный в их следах, делится на участки. Такие участки имеют начало и конец и подлежат количественному учету. Процесс двигательной активности особи, запечатленный в ее следах, подразделяется на дискретные отрезки, соответствующие элементарным реакциям. Степень дискретизации окружающей среды отличается у представителей разных видов животных (рис. 5). Различия в возможностях восприятия и двигательного отреагирования внешней информации ярко выражены у модельных видов животных данного исследования, имеющих разные размеры. Ласка, существуя в одном и том же биотопе с лисицей, субъективно живет в среде, которая однообразнее и «беднее» объектами, чем субъективная среда обитания лисицы. Это происходит потому, что некоторую часть объектов, имеющих значение для адаптации обыкновенной лисицы, ласка просто не замечает (т. е. не реагирует поведенческими или экскреторными реакциями на их наличие в совместной среде обитания). «Степень дискретизации окружающей среды различна для разных видов и, видимо, отражает широту связей с окружающим миром и способность адаптироваться к его изменениям; конкретно это выражается числом отображенных объектов окружающей действительности» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 43).

На рисунке (рис. 5) показана общая тенденция роста показателей «напряженность информационно-знакового поля» и «анизотропность», параллельно с уменьшением телесных размеров и подвижности зверей. Эти показатели рассчитаны на фиксированную протяженность следовой дорожки; также важно, что горностай очень подвижен. Также взятые в сравнительном аспекте, показатели «величины поля», рассчитанные, для наглядности, на эквивалентные дистанции, выше указанной тенденции не проявляют. Это

происходит потому, что психические возможности восприятия и переработки внешней информации, характерные для зверей модельных видов, – снижаются, по мере уменьшения видоспецифических объемов головного мозга. Этот факт свидетельствует о необходимости учета зоопсихологических особенностей различных видов животных при изучении их экологии (Владимирова, 2010ж).

Теория знакового поля базируется на исследовании механизмов взаимодействия особей и среды обитания. Поскольку животные реагируют преимущественно на новые и необычные объекты, можно сказать, что в теории знакового поля учитывается восприятие животными динамики факторов среды обитания и продуцирование ими ответных адаптивных реакций. У исследователей появляется возможность обращать внимание не только на непосредственные внутривидовые и межвидовые коммуникации особей, но также и на получение животными информации о состоянии биоценозов, происходящее через объекты и события совместной среды обитания, зачастую – без непосредственных контактов между особями (Мозговой, 2005а, 2005в). Биологическое сигнальное поле в понимании Н. П. Наумова является элементом информационно-знакового поля, как оно дано в теории Д. П. Мозгового (2005а).

Сравнивая принципы исследования информационных полей, предложенные Н. П. Наумовым (Наумов, 1977б; Наумов и др., 1981) и Д. П. Мозговым (Мозговой, 1980, 2005б), можно сказать, что Д. П. Мозговой предложил метод, пригодный для изучения актуальной структуры информационных полей, в то время как Н. П. Наумов принимал во внимание потенциальные аспекты информационных взаимодействий животных со средой обитания. В обоих случаях важно, что успешность материально-энергетических взаимодействий живых организмов со средой обитания определяется предшествующими информационными взаимодействиями, как это не раз было показано в работах по экологии и биологической кибернетике (Wiener, 1948; Павлов, 1951; Ashby, 1956; Rosenblatt, 1958; Margalef, 1968; Charthy, 1969; Drischel, 1972; Rothschuh, 1972; Наумов, 1970, 1971а, 1973, 1977б; Бонгард и др., 1975; Антономов, 1977; Коган и др., 1977; Флейшман, 1978; Мозговой, 1980, 2005а; Корогодин, 1991; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Владимирова, Мозговой, 2006а; Ulanowicza et al., 2009; Владимирова, Савинов, 2013 и др.).

Ценность инноваций Д.П. Мозгового заключается еще и в том, что ему удалось найти соответствие между характеристиками сообщения (такими, как код, значение и ценность информации) (Eco, 1976 и др.) и феноменами, которые зоолог выявляет, собирая материалы зимних троплений (Мозговой, 1986б; Мозговой, Розенберг, 1992). Так, код сообщения, полученного

адаптирующейся особью[12], может быть охарактеризован с помощью актуального набора (множества) классов объектов, объем которого соответствует величине знакового поля, значение – с помощью множества единичных объектов, объем которого соответствует анизотропности поля, а ценность – с помощью множества элементарных двигательных реакций, объем которого соответствует напряженности информационно-знакового поля (Мозговой, 1988в; Владимирова. Мозговая, 2002; Мозговой, 2004). «Знаковую (кодовую), содержательную и ценностную составляющие информации точнее назвать имманентными ей аспектами, исследуемыми соответственно синтаксической, семантической и прагматической теориями информации» (Мозговой, 1988в, с. 139). Разработками в теории знакового поля Д. П. Мозговой внес вклад не только в экологию животных, но и современную информологию.

Экологический кризис «оценивает» экологические теории с точки зрения возможностей его преодоления. С этих позиций, ценность работы Н. П. Наумова (по формулировке положений биологического сигнального поля) заключается, в частности, в открытии и описании материальной системы, обладающей управляющей функцией по отношению к особи и популяции. Инновация Д. П. Мозгового по исследованию информационных полей млекопитающих на основании реакций самих зверей, проявляющих в них активность, состоит, в частности, в том, что позволяет исследовать реакции зверей на объекты антропогенной природы в сравнительном аспекте, с применением четких статистических характеристик. Последнее особенно важно в связи с тем, что «надорганизменные процессы управления… построены, в основном, на статистическом принципе» (Ляпунов, 1964, цит. по: Наумов, 1977в, с. 339). Статистические параметры информационно-знаковых полей животных отражают адаптивные особенности популяций в изменяемой человеком среде и «могут применяться в качестве индикаторов степени воздействия человека на природу» (Мозговой, 1983, с. 122). В современном мире проблема антропогенной трансформации биоценозов является основной экологической проблемой. Исследование реакций зверей на антропогенные объекты имеет ключевое значение в формировании научных взглядов, определяющих в современном мире принципы мониторинга среды обитания диких животных (Большаков, 1983; Vogt et al., 1997; Robertson et al., 2000; Соколов В. Е., 2003 и др.). Таким образом, исследование информационных полей животных (Наумов, 1977в, Наумов и др., 1981; Мозговой, 1980, 2005а) соответствует актуальным проблемам современной экологии.

---

[12] В отличие от человеческой коммуникации, при общении животных используются коды естественного происхождения, а не договорного (Степанов, 1971, 1999; Владимирова, 1999; 2001, 2006б; Sebeok, 2001; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мечковская, 2004 и др).

1.5. Проблемы моделирования поведения, направленного на получение и использование средовой информации

Модель поведения млекопитающих и ее элементы. Экзогенные и эндогенные детерминанты поведения. Стимулы (бихевиоризм). Образы (гештальтпсихология). Цели, мотивы и потребности (необихевиоризм). Пространственная ориентация, память, обучение (когнитивная психология).

Зоопсихологические идеи в теории информационно-знакового поля. Психофизиологические феномены, существенные для эколого-этологических исследований. Проблема унификации процесса поведения. Классификация движений, мотиваций и воспринятых средовых объектов

Комплексный анализ приспособительного поведения – важнейшая задача современной экологии (Tinbergen, 1963; Гапонов, Простаков, 1998; Bukhardt, 1990; Meyer, Wilson, 1990; Гардашук, 1991; Armstrong, 1991; Соколов, 1992, 2003б; Fahse et al., 1998; Grimm, 1999; Guisan, Zimmermann, 2000; Hosseini, 2006; Nisbet et al., 2000; Research Techniques …, 2000; Railsback, 2001; Dambacher et al., 2003; Brose et al., 2008; Скопичев, 2009; Breckling et al., 2010 и др.). Зарубежными и отечественными исследователями неоднократно предпринимались попытки моделирования функциональной структуры поведения (Wiener, 1948; Ashby, 1956; Гаазе-Рапопорт, 1961; Цетлин, 1969; Мейтус, 1970; Антономов, 1973; Братко, Вельков, 1973; Бонгард и др., 1975; Рощевский, 1979; Непомнящих, 2002, 2012; Владимирова, Мозговой, 2006б, Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

Моделирование поведения животных может базироваться на различных постулатах и иметь различные цели. Моделирование поведения особи осуществлялось в следующих контекстах: 1) «сквозь призму» достижения общей адаптивности (Tolman, 1932; Lorenz, 1955; Tinbergen, 1963; Рашевски, 1968; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 1970, 2004; Баскин, 1976; Фабри, 1976, 1983; Реймов, 1978; Байбиков и др, 1981; Розенблют и др., 1983; Behavioural …, 1985; Ильченко, 1988; Крапивный, Дидиченко, 1989; Попов, Ильченко, 1990; Гардашук, 1991; Гороховская, 2001; Богданов, Васин, 2002; Панов, 2005; Bechara, Damasio, 2005; Коваль, Редько, 2012; Владимирова, 2012е, 2013а, 2013в и др.); 2) в связи с функционированием систем более высокого уровня – биосоциумов, популяций или биоценозов (Hockett, 1960; Charthy, 1969; Месарович и др., 1973; Wilson, 1975, 1977; Наумов, 1977б; Мельников, 1978; Morse, 1980; Наумов и др., 1991; Менджел, Кларк, 1992; Тутабабин и др., 1999; Мозговой, 2005а; Keller, 2005; Владимирова, 2011ж и др.); 3) в связи с целенаправленной деятельностью особи и принятием ею решений (Штейнбух, 1967; Гроссман, Тернер, 1983; Соколов Е. Н., 1993; Whishaw et al., 2001;

Cordeschi, 2002; Виноградов и др., 2003; Kawamura, 2006; Brose et al., 2008; Шамис, 2010; Agarwala et al., 2012 и др.); 4) в связи с необходимостью внешнего управления и оптимизации затрат (Понтрягин и др., 1961; Беллман, 1964; Брайсон, Хо, 1972; Креггс, 1979; Гроссман, Тернер, 1983; Робертс, 1986; Соколов, Ильичев, 1996; Гурман, Ухин, 2004; Никифорова, Ухин, 2004; Перепелица, Тебуева, 2007; Aboulaich et al., 2010; Kooijman, 2010 и др.); 5) в ключе представления особи автоматным преобразователем внешней информации (Цетлин, 1969; Нейман, 1971; D'Souza, Shankar, 2002; Sakarovitch, 2009; Chakraborty et al., 2011; Владимирова, 2013а; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014 и др.); 6) в связи с антропогенным загрязнением среды обитания животных (Мозговой, 1982, 1986в; Мозговой, Окунев, 1983; Кокаева, 2006; Владимирова, 2013г и др.); 7) в контексте моделирования траектории перемещений (Владимирова, Мозговой, 2006а; Nams, 2006; Dalziel et al., 2008; Bartumeus, 2009; Giuggioli, Bartumeus, 2010; Владимирова, 2012е и др.), а также в связи с другими вопросами зоологии и экологии животных.

Изучение сложных биологических систем предлагается проводить поэтапно, в следующем порядке: 1) дать формальное описание структуры и функционирования сложной системы, с одновременной разработкой непротиворечивой понятийной системы; 2) выполнить последующее моделирование; 3) осуществить анализ системы (Козлов, 1990; Саранча, 1997; Колпаков, 2011; Chaouiya et al., 2013 и др.). Предварительным этапом моделирования выступает формализация научных представлений о моделируемом явлении, включая описание причинно-следственных связей, выявленных в отношении его составляющих (Мышкис, 1992; Беркович, 1993; Владимирова, 2013в, 2013г; Владимирова, Морозов, 2014 и др.). «Под моделью мы понимаем формальное представление взаимосвязей между измеримыми понятиями. Модели позволяют по-новому взглянуть на изучаемые экологические объекты. На их основе создаются системы понятий, в которых обсуждаются исследуемые явления» (Белотелов, 2009, с. 36). Под «системой понятий» имеется в виду «однозначное логическое отображение соотношений между опытными данными» (Моисеев и др., 1985; цит. по: Белотелов, 2009, с. 36).

Подобно любой другой модели природных феноменов, модель, отображающая поведенческие адаптации животных, должна учитывать факторы, влияющие на моделируемое явление (Ashby, 1956; Глушков, 1964, 1987; Mohr, Stumpf, 1966; Бонгард и др., 1975; Baerends, 1976; Гольцман и др., 1977; Behavioral…, 1984, 1985; Armstrong, 1991; Ризниченко, 2003; Гаазе-Рапопорт, Поспелов 2004; Владимирова, Мозговой, 2006б; Ашихмин и др., 2007; Владимирова, 2012а, 2013а; Коваль, Редько, 2012). Из множества факторов следует выбирать наиболее значимые; модель, описывающая сложное явление, должна быть простой (Niemeyer, 1977; Мышкис, 1992; Беркович, 1993;

Малинецкий, 1997 и др.). «Получение экспериментальных данных и интерпретация полученных результатов всегда осуществляется в рамках определенного модельного представления живой системы» (Барцев, 2009, с. 25). Это значит, что в модели должны быть отражены характеристики природных объектов, влияющие на причинно-следственные связи; это особенно важно при эмпирической проверке соотвествия модели реальности (Rosenblatt, 1958; Sokolov, 1960; Цетлин, 1969; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 1970; Коган, Чораян, 1970; Мейтус, 1970; Коган и др., 1977; Swait, Marley, 2013 и др.).

В различных отраслях биологии – теории высшей нервной деятельности (Beach, 1951; Miller, 1951; Rosenblatt, 1958; Брайнес и др., 1962; Анохин, 1968, 1978а, 1978б, 1996; Кэндел, 1980; Premack, 1985; Hopson, 1992; Whishaw, 2001; Hubel, Wiesel, 2005; Kawamura, 2006), этологии (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1950; Крушинский, 1960; Barlow, 1963; Баскин, 1976; Baerends, 1976; Крапивный, Дидиченко, 1989; Burkhardt, 1990; Manning, Dawkins, 1998; Alcock, 2013), теории биологической информации и кибернетике (Wiener, 1948; Ashby, 1956; Nemes, 1967; Чораян, 1981; Гаазе-Рапопорт, Поспелов 2004), – разработан ряд многокомпонентных моделей, воспроизводящих функциональную структуру и свойства процесса поведения. Поиск соответствия между разными моделями (сравнительный анализ моделей) позволяет выявить допущения, положенные в основу обобщений (Мышкис, 1992 и др.).

Некоторые исследователи полагают, что в поведении «нет ничего, кроме условных и безусловных рефлексов» (Watson, 1913; Павлов, 1951; Voronin, 1962; Фролов, 2009), моделируя поведение на основании этого постулата (Sokolov, 1960; Слоним, 1961). С их точки зрения, судить о факте получения особью внешней информации позволяет изучение рефлексов. «Как можно объективно, по видимым реакциям, изучать у животных работу анализаторов? Колебание окружающей среды влечет за собой, если не специальные врожденные или приобретенные реакции, то вообще ориентировочную реакцию, исследовательский рефлекс. Он, этот рефлекс, прежде всего и может служить для констатирования того, в какой степени нервная система данного животного может отличать одно от другого» (Павлов, 1951, цит. по: Корытин, 1972в, с. 342).

Ученые другой группы, в соответствии с современными исследованиями, дополняют понятие «условный рефлекс» понятиями, связывающими функциональную структуру поведения с его значением (Напалков, 1986 и др.). На физиологическом уровне такая связь постулируется в модели, получившей название «функциональная система» (Krech, 1950; Анохин, 1968, 1978а; Судаков, 1973; Веккер, 1974; Швырков, 1978 и др.). Значение поведения заключается в возможности достичь адаптивного результата (Osgood, 1953; Анохин, 1996; Розенблют и др., 1983 и др.). Для описания этого процесса используются понятия «цель», «мотивация», «память», «ожидание», «результат

деятельности», «эмоция» и др. (Osgood et al., 1957; Анохин, 1968; Соколов Е.Н., 1971, 1997; Мотивы…, 1971; Бериташвили, 1974; Симонов, 1981, 2001 и др.). В рамках этого подхода используется понятие «информация», в частности, для моделирования управления поведением с помощью обратной связи (Wiener, 1948; Веккер, 1974; Александров, 2007; Судаков, 2002 и др.). В частности, предполагается, что управление поведенческой активностью животных ассоциировано с поиском поощрения и редукцией недовольства (Thorndike, 1898; Hall, 1956; Симонов, 1970; Бертон, 1972; Meyer, Wilson, 1990; Прайор, 1995; Непомнящих, 2002 и др.).

Ученые третьей группы отрицают саму возможность построить «биологически реалистичную модель поведения животных, пригодную для целей экологии, которая могла бы быть рабочей моделью и при этом поддаваться математическому анализу» (Менджел, Кларк, 1992). Проблема определения и подсчета «естественных мельчайших единиц поведения», имеющая «давнюю историю» (Баскин, 1976, с. 7), признана ими неподдающейся решению.

Анализ реактивности животных, с учетом получаемых ими сведений, предполагается при изучении информационно-знакового поля млекопитающих (Мозговой, 1980, 2005а). В ходе тороплений, проведенных в экологических целях, недостаточно одного умения «читать» следы (определять видовую принадлежность и мотивацию особи) (Мозговой, Розенбер, 1992). Необходимо выявлять феномены, подлежащие формализации и численному представлению, а также ставить задачи сравнения (Новиков, 1953; Матюшкин, 1977, 2000; Мозговой, Розенберг, 1992; Гринин, 2003 и др.). При троплениях принимаются во внимание показатели, играющие ключевые роли в различных исторически сложившихся зоопсихологических школах. Исследование поведения по следам опирается на понятия экологии, этологии, зоосемиотики и зоопсихологии (Мозговой, 2005а). Наблюдение за следами зверей позволяет раскрыть законы адаптации через проявления жизнедеятельности, а «внутренний мир» особи – через доступную восприятию двигательную активность (Uexkull, 1957, 2001; Endres, 1989; Мозговой, 2004, 2005а).

Другие известные методики исследования зверей в природе и вольере также учитывают детерминанты и причинно-следственные связи процесса адаптивного поведения. Это психофизиологические и энергетические ограничения двигательной активности, стресс, погодные условия, социальное окружение, условия онтогенеза и др. (Tolman, 1932; Lorenz, 1955; Tinbergen, 1963; Wilson, 1975; Баскин, 1976; Фабри, 1976, 1983; Реймов, 1978; Байбиков и др, 1981; Шилов, 1984; Behavioural …, 1984; Ильченко, 1988; Крапивный, Дидиченко, 1989; Попов, Ильченко, 1990; Гардашук, 1991; Володин и др., 2001; Гороховская, 2001; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 2004; Панов, 2005; Kooijman, 2010; Владимирова, 2012а и др.).

В каких бы показателях не выражалось поведение животных, оно является следствием «интеграции» ряда составляющих (Klopfer, 1973; Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1976; Immelmann, 1980; Manning, Dawkins, 1998). Сюда относятся : а) видовая (Lorenz, 1950; Dewsbury, 1973), возрастная (Kuo, 1967; Соколов и др, 1986) и половая (Young, 1961; Beach, 1965) принадлежность особи; б) характеристики внешней среды, включая состояния популяций (Шилов, 1977; Большаков, Кубанцев, 1984); в) онтогенетические (Clemens, 1973) и физиологические особенности животного (Анохин, 1996), мотивации (Заболотских, Корытин, 1979; Vladimirova, 2011) и поведенческий контекст (Tolman, 1932; Broadbent, 1958).

Исторически, различные зоопсихологические и этологические школы игнорировали тот или иной фактор из перечисленных выше, или придавали ему решающее значение (Хрестоматия…, 1980; Дьюсбери, 1981; Выготский, 1983; Рубинштейн, 1989; Гороховская, 2001; Psychology…, 2009; Владимирова, 2010ж). Бихевиористы[13], создавая модели поведения, принимали во внимание минимальное число факторов. Предполагалось учитывать объективные характеристики стимулов окружающей среды и ответные двигательные реакции, проявленные по восприятии этих стимулов (Watson, 1908, 1913; Weiss, 1924; Skinner, 1938, 1966 и др.). Постулировалась максимальная объективность исследования. Проявленные реакции разделялись на две группы: наследственные и приобретенные. К первой группе были отнесены рефлексы и физиологические акты, в том числе, реакции, сопровождающие проявление эмоций, ко второй группе – все остальные реакции (моторные стереотипы, навыки, а также реакции, обычно сопровождающие взаимодействие особей при социальных контактах).

Подобную точку зрения разделяли рефлексологи (Бехтерев, 1926; Павлов, 1951 и др.). По мнению бихевиористов и рефлексологов, сложное поведение функционирует на врожденнной основе и организуется по мере обусловливания безусловных рефлексов (Watson, 1930; Breland, Breland, 1961; Крушинский, 1993 и др.). В настоящее время выявлено, что процесс обусловливания является многоступенчатым феноменом, подверженным влиянию различных факторов генетической, физиолого-биохимической, нейрофизиологической и психологической природы (Напалков, 1986; Батуев, 1991; Данилова, 1992; Анохин, 1996; Судаков, 2002 и др.).

Крайние формы бихевиоризма получили название «механистического бихевиоризма» или «радикального поведенчества»; в поведении при этом учитывались исключительно стимулы и реакции («стимульно-ответная точка зрения на поведение») (Анцыферова, 1974, с. 70 – 71). Противоположная теоретическая позиция занималась поиском детерминант поведения, и не

---

[13] J. B. Watson, A. P. Weiss, B. F. Skinner, E. R. Huthrie и др.

только физиологических (Armstrong, 1991; Сахаров, 2012), но и смысловых. Введение фактора наличия смысла в перечень прочих факторов, определяющих закономерности поведения (Бехтерев, 1926; Osgood et al., 1957 и др.), является важнейшим достижением науки, отреагировавшей на позиции крайнего бихевиоризма. В процессе исследования животных это может быть определено как выявление значения (смысла) того или иного феномена для обеспечения выживания (Розенблют и др., 1983; Бонгард и др., 1975; Vladimirova, 2011). Стимулы окружающей среды важны не сами по себе, а в связи с их значением для воспринимающей их особи (Rosenow, 1925 и др.). В частности, было доказано, что сила воздействия стимулов, различающихся по степени риска, различна: наиболее устойчивые рефлексы формируются у особи в результате предъявления потенциально опасных стимулов, а индифферентные для выживания стимулы в формировании сложных рефлексов играют незначительную роль (McNally, Reiss, 1984; Gray, McNaughton, 2000 и др.).

Достоинством бихевиоризма, существенным для экологической этологии, является требование объективности исследований (Psychology…, 2009). В рамках именно этой зоопсихологической школы (бихевиоризма) зародилась идея приписывать тем или иным явлениям, сопровождающим процесс поведения, математическую вероятность (Guthrie, 1935; McCarthy, 2007; Bartumeus, 2009 и др.). Стохастический подход получил развитие в исследовании поведения животных (Dalziel et al., 2008; Giuggioli, Bartumeus 2010 и др.), в том числе, исследовании по следам жизнедеятельности (Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014). Со временем бихевиоризм был дополнен концептами, разработанными представителями новых научных направлений: гештальтпсихологами, необихевиористами и когнитивистами. Этим зоопсихологическим школам дана современная психологическая оценка (Анцыферова, 1974; Ярошевский, 1985; Зинченко, 1987; Гусев, 2007 и др.). Эколого-этологическая оценка валидности зоопсихологических концептов, как оснований для разработки экспериментальных методик, пригодных для экологических целей, не всегда с ней совпадает (Dewsbury, 1973; Хайнд, 1975; Burkhardt, 1990; Гороховская, 2001 и др.), поскольку изучение психологии животных может иметь самостоятельную ценность, а не быть этапом в процессе изучения психологии человека.

Гештальтпсихологи[14] обращают особое внимание на закономерности восприятия внешних объектов, а также исследуют закономерности, сопровождающие функциональное структурирование «феноменального поля» (Соколов Е. Н., 1996; Гусев, 2007, с. 51 и др.). К закономерносям восприятия относят сверхсуммативность, генетическую и ситуативную обусловленность

[14] W. Köhler, K. Koffka, K. Lewin, M. Werthheimer и др.

восприятия, стремление к формированию простых устойчивых структур, объединяющих сенсорные элементы и др. (Köhler, 1925; Келер, 1930; Koffka, 1935; Мельников, 1978; Вертгеймер, 1987; Левин, 2001; Shadlen et al., 1996; Psychology…, 2009 и др.). Гештальтпсихологи утверждают, что внешние объекты и события «изначально» воспринимаются в виде целостных образов, а не в виде отдельных элементов, интегрируемых сознанием (как считали «менталисты») или ассоциирующими механизмами возникновения условных рефлексов (как полагали бихевиористы) (Keller, Hill, 1936). Структурные соотношения фигур, «выступающих» на определенном фоне, изменяются при восприятии; решение задачи зависит от умения устанавливать «хорошую» структуру (Keller, Hill, 1936; Вертгеймер, 1987 и др.).

По мнению С. Рубинштейна (1989), в гештальтпсихологии недостаточное внимание уделяется условиям проявления поведенческих инициатив, а также происхождению и развитию сложившихся ситуаций. Эти недостатки были преодолены позднее. Так, нейропсихолог Д. О. Хебб указывал на ведущую роль мозговой деятельности в организации поведения (Hebb, 1949)[15]. Для экологов связь особенностей поведения млекопитающих с размерами головного мозга и образом жизни – очевидна.

Заслугой гештальтпсихологии является моделирование продуктивного мышления (Psychology…, 2009). Оно понимается как требование выявления «структуры целостной проблемной ситуации и ее внутренней связи с целью», а не «рутинное выполнение зазубренных процедур» и «педантичное повторение ранее возникших ситуаций» (Вертгеймер, 1987, с. 100). В разработанной гештальтпсихологами теории феноменального поля роль двигателя, продвигающего проблемную ситуацию, играют «структурные деформации» и «напряжения», исчезающие в ситуации разрешенной, равновесной (там же, с. 273). Это в полной мере относится к постановке и решению экологических задач. Что касается значения прошлого опыта («конек» традиционной ассоциативной концепции), за отрицание которого гештальтпсихологи обычно критикуются представителями других школ, то здесь не все так однозначно. Установку может создать как положительный, так и отрицательный жизненный опыт. Формирование установки обычно определяется отношениями, сложившимися в системе более высокого уровня организации (Вертгеймер, 1987, с. 95).

Современная психофизиологическая модель избирательного восприятия (принятия млекопитающим того или иного перцептивного решения) предполагает активность неврологической структуры, называемой

[15] Представления о «функциональных системах», высказанные Д. О. Хеббом, получили дальнейшее развитие в трудах П. К. Анохина (1968), К. В. Судакова (1973) и других исследователей, указывавших, в частности, на ведущую роль мотивации в отношениях особи с внешним миром.

«интегратор», на которую поступает информация от ряда «внешних альтернатив». В результате, на поведенческом уровне будет реализована та альтернатива, которая первой достигает порога принятия решения (Shadlen et al., 1996). «Нейроны новизны» характеризуются повышенными весовыми коэффициентами влияния на «интегратор», в связи с чем, изменения, произошедшие в среде обитания, обладают «приоритетами» в конечной реализации перцептивного[16] выбора, совершаемого особью (там же). Функционирование той или иной «механики», обеспечивающей, в конечном итоге, оптимальность поведения адаптирующейся особи и влияющей на ее перцептивный выбор, зависит от взаимодействия когнитивной (познавательной) и эмоциональной сфер психики (Александров и др., 2007). Что касается перцептивных решений млекопитающих, то здесь, по-видимому, решающую роль играют видоспецифические механизмы, определяемые сложностью высшей нервной деятельности (ВНД) животных того или иного вида. Сложность ВНД, в свою очередь, определяется внутренними и внешними (по отношению к особи) факторами: объемом головного мозга и динамикой условий среды обитания, характерных для вида (там же).

Необихевиористы[17] исследуют факторы, влияющие на целенаправленную активность особи, получившие название «промежуточных переменных», важнейшим из них является подкрепление (Торндайк, 1926) или, другими словами, последствия деятельности (Tolman, 1945; Hull, 1943; Прайор, 1995; Толмен, 1997 и др.). Схема «стимул → реакция» была дополнена такими понятиями, как «образ», «обучение», «познание», «потребность», «цель» (Psychology…, 2009). У млекопитающих предполагалось наличие «познавательных процессов», «элементарной рассудочной деятельности», «целей» (Торндайк, 1926; Tolman, 1932; Honig, 1966; Толмен, 1997). Ученые этого направления анализировали причины поведения: влияние стимулов среды, физиологических состояний, потребностей, способностей. К «способностям» относили врожденные и приобретенные характеристики психики. «Двигательные реакции» усложнились до «приспособительных актов», корректирующих поведение по принципу обратной связи (Tolman, 1932; Hall, 1956).

В рамках необихевиоризма зародился когнитивизм[18] (Анцыферова, 1974; Düßmann, 2001; Psychology…, 2009 и др.). В объяснении феноменов поведения когнитивисты[19] придают основное значение способности животных к обучению (Krech, 1950; Neisser, 1967; Vauclair, 1996; Cognitive …, 1997; Stabdler, French, 1998; Резникова, 2005; Fisher, 2007 и др.). Это соответствует кибернетическому

---

[16] Перцепция – восприятие.
[17] E. C. Tolman, C. L. Hull, Ch. E. Osgood и др.
[18] Cognitive Ethologie – нем.
[19] D. Krech, U. Neisser, J. Vauclair и др.

взгляду на животных как на сложные системы особого рода (решающие системы), способные к выбору между альтернативами и дальнейшему поведению, основанному на этом выборе (Глушков, 1964, 1987; Заславский, 1973; Флейшман, 1982 и др.).

Другими существенными обстоятельствами, определяющими поведение животных, в когнитивной психологии полагаются следующие факторы: характеристики мыслительных процессов, «когнитивное предвосхищение» восприятия, характеристики памяти, особенности ориентации в пространстве (Bruner, 1949; Thorpe, Zangwill, 1961; Thorpe, 1963; Neisser, 1967; Bruner, Kennedy, 1970; Величковкий, 1982; Vauclair, 1996; Cognitive…, 1997; Гороховская, 2001; Velichkovsky, 2002; Fisher, 2007; Гусев, 2007 и др.). При формировании адаптивных навыков большое значение придается характеру преобладающих подкреплений (они могут быть положительными или отрицательными), а также накопленному в онтогенезе особи опыту неудач при ее попытках удовлетворения текущих потербностей (Seligman, 1991; Schwarts et al., 2001; Olson, Hergenhahn, 2004; Swait, Marley, 2013 и др.). На уровне сенсорно-перцептивных процессов полагается опосредование образов восприятия «внутренними когнитивными структурами» воспринимающей особи: «от установочных движений органов чувств до межмодального взаимодействия анализаторных систем» (Гусев, 2007, с. 88).

В основу теории информационно-знакового поля (Мозговой, 1980, 2005а) положен ряд принципов гештальтпсихологии, необихевиоризма и когнитивной психологии. Учитывается дискретное движение особи: реализованное в ответ на восприятие объектов внешней среды или спонтанное. Объект фиксируется в качестве сигнала (знака) только тогда, когда при его восприятии особь проявила двигательную реакцию. Подпороговые раздражители учитываются после их суммарного взаимодействия, инициирующего появление ответа. Предполагается видоспецифическая склонность особи к распознаванию определенных классов объектов (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой и др., 1998). В отличие от классического бихевиоризма, исследователи знакового поля принимают во внимание контекст и функциональную принадлежность поведения, его актуальность, происхожение и развитие (Владимирова, Мозговой, 2005, 2006а, 2006б, 2007а, 2009в, 2010а; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

В теории информационно-знакового поля идеи бихевиористов понимаются в современном смысле, объединяющем представления необихевиористов, гештальтпсихологов и когнитивистов с приниципами этологической экологии (Kimble, 1994; Stadler, Franch, 1998; Psychology…, 2009). Современный взгляд на принципы, управляющие поведением особи, предполагает обязательное введение *промежуточных переменных* в пару «стимул → реакция»,

характерную для классического бихевиоризма (Анцыферова, 1974; Dennett, 1983; Краткий…, 1985 и др.).

К промежуточным переменным относятся следующие феномены: 1) активность особи, мотивированной неудовлетворенной какой-либо биологической потребностью, что находит выражение в наличии целей поведения – идея необихевиористов[20] (Tolmen, 1932; Hall, Schaller, 1964); 2) врожденные ограничения восприятия и реагирования, учитываемые через видоспецифические классы объектов («врожденные гештальты») – идеи гештальтпсихологов (Koffka, 1939; Downer, 1988); 3) видоспецифический набор стереотипных элементарных реакций – идеи этологов (Lorenz, 1950; Tinbergen, 1963; Hickman et al., 2001); 4) память (Бериташвили, 1974; Хофман, 1986; Ашмарин, 1987; Хорн, 1988; Роуз, 1995; Нуркова, 2006), которая может определять «глубину ситуации» (Цетлин, 1969), а также 5) научение, осуществляемое преимущественно на основе памяти – идеи когнитивистов (Allen, Bekoff, 1997; Griffin, 2001 и др.).

Важным зоопсихологическим концептом, который может быть применен при исследовании информационных взаимодействий особи и среды, выступает *установка* (Узнадзе, 2004). Память о состояниях среды и проявленном «ответном» поведении, текущее физиологическое состояние организма, а также комплексный анализ информации, периодически осуществляемый адаптирующейся особью, формируют у нее состояние, предшествующее деятельности, создающее предрасположенность к определенным содержаниям восприятия и стереотипным формам поведения, называемое установкой.

Например, в экологии лесной куницы есть смысл различать следующие разновидности установки: 1) установку на ассимилирующее взаимодействие, которая сопровождается избирательным восприятием объектов определенных классов и генерацией реакций, направленных на использование вещества, энергии и информации внешней среды, в соответствии с актуальной целью особи; 2) защитную установку, изолирующую особь от внешней среды, которая сопровождается сужением восприятия и генерацией собственно защитных реакций (Владимирова, 2013в). Первая (ассимилирующая) установка подразделяется на два подвида. Этими подвидами ассимилирующей установки являются: 1) установка особи, направленная на потребительское взаимодействие, или, иными словами, установка на непосредственное использование материальных ресурсов среды; 2) установка особи, направленная на информационное взаимодействие с окружающей средой, то есть установка на получение сведений о ресурсах, имеющихся в данной среде

---

[20] Направленность поведения на новые цели, по мере их достижения в процессе суточной активности, приводит к динамике функциональных форм активности особи (например, кормопоисковая активность сменяется ходом лесной куницы к месту дневного отдыха).

обитания и необходимых особи. Интересно, что в поведении лесной куницы максимальная консуматорная (потребительская) установка наблюдается при кормопоисковом поведении, защитная – при переходах с одного кормового участка на другой и обходах индивидуальных участков, а информационная – при обходах индивидуального участка (Владимирова, 2013в).

Влияние установки на поведение, подобно влиянию других факторов, должно быть изучено в комплексе. Ранее было выявлено, что важным фактором, генерирующим защитные реакции животных, выступает плотность популяции (Дэвис, Кристиан, 1977; Фалин, 1986 и др.). Реакции хищных зверей, проявленные ими на следы жизнедеятельности конспецификов и гетероспецификов, помимо установки, определяются функциональной формой активности, реализуемой в момент контакта со следами других животных, а также плотностью и сохранностью этих следов (Корытин, Соломин, 1980; Байдерин, 1983; Беньковский, 1984; Мозговой, Розенберг, 1992; Матюшкин, 2005; Владимирова, 2009а, 2009в; Vladimirova, 2011 и др.).

Идеи гештальтпсихологов о комплексном и динамическом характере восприятия, а также идеи необихевиористов о поведении, мотивированном достижением цели, получили развитие в современной этологии (Immelman, 1980; Manning, Dawkins, 1998; Alcock, 2013). «Все животные обычно окружены морем стимулов, к которым они чувствительны, но реагируют только на те из них, которые непосредственно связаны с физиологическими потребностями (влечениями): голод, жажда, готовность к спариванию побуждают животных к передвижениям. Эти движения будут бессмысленны, пока какой-нибудь внешний стимул не задаст им направление» (Милн, Милн, 1966, с. 19). Под «смыслом», в отношении животных, понимается мотивированное поведение, направленное на реализацию какой-либо сиюминутной биологической потребности или цели, более устойчивой во временном отношении (Osgood et al., 1957; Beach, 1965; Розенблют и др., 1983 и др.). Идея целенаправленности поведения отдельной особи получила широкое развитие в трудах Э. Толмена; понятие цели сопряжено в его текстах с понятиями ожидания (предвкушения), намерения, предполагаемого результата (Tolman, 1925, 1932, 1945; Толмен, 1997).

Кроме мотивации к достижению цели, важнейшими промежуточными переменными (в схеме «стимул → реакция») считаются запоминание и обучение (научение) (Tolman, 1932; Кэндел, 1980 и др.). Большинство зоопсихологов в основу определения понятия «обучение» кладут принцип исключения, понимая под обучением такую модификацию поведения, которая возникает в результате индивидуального опыта особи (Thorpe, 1963), а не является следствием роста, созревания, старения, утомления, сенсорной адаптации (Кэндел, 1980 и др.). В результате обучения поведение может измениться следующим образом: а) возникнут совершенно новые для данной

особи поведенческие акты; б) привычная поведенческая реакция будет вызываться стимулом, не бывшим ранее с ней связанным; в) переменится вероятность или форма ответа, который обычно раньше возникал на предъявленный стимул в данной ситуации (Хайнд, 1975; Соколов Е. Н., 1981, 1997 и др.).

Влияние различного рода стрессирующих факторов на разные внутрипопуляционные группировки различается по характеру и интенсивности (Берри, 1977 и др.). У млекопитающих навыки выживания в среде, измененной антропогеном, а также осторожность, повышаются с возрастом (Мозговой, Розенберг, 1992 и др.). В этой связи, следы успешной жизнедеятельности, сохранившиеся в совместной среде обитания, будучи воспринятыми адаптирующимися животными, – в качестве сигналов, побуждающих к подражательному поведению, – выступают фактором группового латентного научения (Наумов, 1977б; Корытин, 1986; Мозговой, Розенберг, 1998 и др.).

Основной проблемой экологии животных, связанной с ситуацией обучения, считается проблема выживания в условиях, трансформированных действием антропогенного фактора (Шилов, 1984; Розенберг, Мозговой, Гелашвили, 1998 и др.). В такой среде появляется множество новых объектов. Задача животных – научиться различать среди них объекты, индифферентные для выживания, и объекты, «несущие» потенциальную опасность. Тотальное избежание взаимодействия животных с новыми объектами для адаптации нежелательно, так как значительно сокращает интенсивность и объем использования ресурсов экологической ниши, необходимых для выживания (Мозговой, Окунев, 1983; Мозговой, 1986в).

У особи, обладающей какими-либо потребностями и оценивающей средовую ситуацию, формируются эмоции, играющие, главным образом, роль положительного или отрицательного подкрепления (LeDoux, 1996; Данилова, 1998; Дарвин, 2001 и др.). По-Рубинштейну (1989), «эмоции являются субъективной формой существования потребностей (мотиваций)». Усилия особи, направленные на достижения цели, обычно возрастают при среднем и низком уровне отрицательных эмоций (Симонов, 1970, 1981). Избыток «негатива» во внешней среде, превосходящий психофизиологические возможности особи, может привести к пассивности и отказу от борьбы за выживание (Schachtler, 1964; Селье, 1982; Симонов, 1987 и др.). Экологу важно знать, какие именно объекты антропогенной среды обитания (и при каких обстоятельствах) обычно вызывают отрицательные эмоции у представителей того или иного вида животных, и как можно избежать их дезадаптивного воздействия (Шилов, 1984; Матюшкин, 2005 и др.).

Стресс, вызванный перенаселением, снижает адаптивные и репродуктивные возможности млекопитающих, в частности, мышевидных грызунов, служащих основными кормовыми объектами модельных видов

исследования, результаты которого изложены в этой книге (Chitty, 1957; Дэвис, Кристиан, 1977; Шилов, 1984; Новиков, 1980; Krebs, 2001).

Хотя обучение у животных различных систематических групп имеет качественные отличия (Allen, Bekoff, 1997), зоопсихологи-бихевиористы сформулировали «общие закономерности обучения» (Thorndike, 1898; Watson, 1908; Skinner, 1938; Breland K., Breland M. 1961), до сих пор не утратившие актуальности (Eysenk, 1967; Хрестоматия…, 1980; Хайнд, 1975; Прайор, 1995; Gray, McNaughton, 2000; Cardinal, 2006).

Так, согласно «закону эффекта» Э. Торндайка, «для реакции, за которой следует вознаграждение или состояние удовлетворения, вероятность повторения возрастает, а для реакции, вызывающей вредное или неприятное последствие, вероятность повторения снижается» (Thorndike, 1898; Watson, 1908). Принцип наименьшего усилия Б. Скиннера утверждает, что «животные стремятся получить вознаграждение самым быстрым и самым удобным способом» (Skinner, 1938). На уровне организма эти закономерности варьируют в зависимости от индивидуально-типологических особенностей нервной системы, навыков и уровня знакомства с условиями среды. Отдельные особи предпочитают более ценное, но отсроченное подкрепление, другие – более высокий уровень определенности среды, третьи – легкодоступный результат при импульсивном поведении (Григорьян, Мержанова, 2008).

Закон «инстинктивного смещения выученного поведения» гласит, что выученное поведение смещается в сторону инстинктивного всегда, когда сильные врожденные инстинкты животного сходны с условной реакцией, а закон эффекта недостаточен для того, чтобы преодолеть врожденные тенденции к определенным видам поведения (Breland K., Breland M., 1961).

Для исследования процесса получения информации о среде обитания имеет значение закономерность, подтвержденная неоднократно (Yerkes, 1905, 1912; Симонов, 1981, 1987 и др.). Согласно этой закономерности, обучение происходит наиболее успешно при оптимальном уровне мотивации. Если мотивация превысит оптимальное значение, обучение будет происходить медленнее и возрастет количество ошибок (Хайнд, 1975; Lazarus, 1991 и др.)

Э. Толмен (Tolman, 1945) классифицировал способности животных к обучению следующим образом: 1) способность ожидать появления раздражителя и действовать в соответствии с этим предвидением; 2) способность к различению и манипулированию; 3) способность к сохранению опыта; 4) способность предвидеть результат своих действий в случае альтернативного выбора вариантов простых моторных реакций (лабиринт); 5) способность к формированию представлений, позволяющая сравнивать альтернативные пути решения задачи; 6) «творческая гибкость». Для интерпретации условных рефлексов требуются только первые три типа способностей, обучение в лабиринте включает еще и четвертый тип

способностей, а для сложных форм обучения необходимы все перечисленные способности.

Трудность создания объективной классификации обучения касается выбора принципа обобщения, который во многом зависит от целей, поставленных перед исследователем. При классификации видов обучения придерживаются исторической традиции (Thorpe, 1963) или учитывают степень участия особи в процессе научения (Годфруа, 1993), причем, при активном участии, когнитивный уровень выделяется в особую ступень. Важно анализировать разнообразие видов обучения с учетом адаптивности тех или иных поведенческих актов, поскольку считается, что на субклеточном уровне выученное поведение самых различных типов может описываться одними и теми же процессами. На физиологическом уровне многообразие выученного поведения можно так же свести к двум процессам: процессам кратковременного и долговременного хранения следов памяти (Хайнд, 1975).

Эндогенные факторы детерминации поведения не менее важны, чем экзогенные. По мнению В. А. Геодакяна (1976, 1991), этологический половой диморфизм животных выражается через реализацию самцами «оперативной» тенденции поведения, связанной с «агрессивностью и любознательностью, активным поисковым, рискованным поведением и другими качествами, «приближающими к среде», а самками – «консервативной». Этологи и зоопсихологи дифференцируют облигатное и факультативное обучение, проводя разделение по принципу необходимости той или иной реакции обучения для выживания в стандартных условиях (Фабри, 1993). Наблюдая млекопитающих в условиях антропогенной среды, было выявлено, что у самок главную роль играет облигатное научение, формирующееся преимущественно на воздействие факторов естественной природы. Для самцов важнее факультативное научение, которое появляется в их поведении в ответ на действие антропогенных факторов (Мозговой, Розенберг, 1992).

Ориентация млекопитающих в естественных биотопах осуществляется на основе комплексной оценки свойств внешней среды (Altmann, 1972; Левин, 2000), причем зрительные «стимулы», в силу их относительной стабильности во времени, играют важнейшую роль в формировании пространственных представлений (Held, 1967; Schneider, 1968). «Успешность использования животными внутренних пространственных карт основана на стабильности расположения объектов внешней среды» (Зорина, Полетаева, 2002, с. 94). Поэтому, передвигаясь в естественном биотопе по следам зверей, ориентированных внешними объектами, полевой зоолог часто имеет возможность выяснить, какая пространственная информация послужила сигналом к той или иной двигательной реакции наблюдаемой особи или побудила животное переменить тип активности (Огнев, 1950; Формозов, 1959; Новиков, 1970а; Мозговой, Розенберг, 1992).

Два вида памяти, кратковременная и долговременная, различаются по своим механизмам и емкости (Broadenbent, 1958, по: Хайнд, 1975; Ашмарин, 1987; Данилова, 1992; Роуз, 1995; Нуркова, 2006 и др.). При исследовании процессов получения животными информации о внешней среде имеет значение, что долговременная память, в отличие от кратковременной, «обладает практически неограниченной емкостью» (Хайнд, 1975, с. 608). Факторы, «переключающие» внимание особи, негативно влияют на кратковременную память (Бериташвили, 1974; Нуркова, 2006 и др.). Действие информации на долговременную память зависит от природы этой информации (Broadenbent, 1958, цит. по: Хайнд, 1975).

Информация, полученная с помощью обоняния, чрезвычайно важна для млекопитающих (Young, 1961; Корытин, 1972; Moore, Marchinton, 1974; Muller-Schwarze et al., 1974; Wilson, 1975, 1977; Химическая …, 1986; Гольцман, Крученкова, 1991; Крутова, 2001; Соколов, Чернова, 2001; Whitfield, 2002; Суров, 2006 и др.). За исключением приматов и беззубых китов, все млекопитающие – «макросматики», то есть значительная часть их переднего мозга связана с функцией обоняния (Проссер, 1977). Большинство видов млекопитающих «живет в мире запахов» (Бертон, 1972, с. 8). В первую очередь, «химические сигналы» несут информацию о физиологическом состоянии особи, играя важную роль в репродукции (Parkes, 1960; Brown, 1979; Корытин, Азбукина, 1986; Соколов, Зинкевич, 1986 и др.). С помощью обоняния млекопитающие обнаруживают добычу, маркируют и идентифицируют территорию (Ralls, 1971; Корытин, 1979; Желтухин, 1986; Альбов, Князьков, 2011 и др.). «Визуальные и акустические сигналы, сопровождающие ольфакторное сообщение, могут быть сигналами, привлекающими внимание получателя, даже если они сами по себе не несут той же информации, что и химический сигнал» (Суров, 2006, с. 22). Для адаптивного поведения псовых «наиболее значимыми» оказываются «зрительные, звуковые и обонятельные раздражители», «действующие на расстоянии», а резкий звук, к примеру, «дает отрицательное индукционное влияние на остальные раздражители» (Шепелева, 1971, 118).

Внешние раздражители могут действовать в разных модальностях, но их суммарное воздействие, вызывающее ответную реакцию, принято рассматривать как единый комплекс (Thorpe, Zangwill, 1961; Barlow, 1963; Sebeok, 1972, 2001; Слоним, 1976; Тамар, 1976; Barlow, 1977; Bekoff, 1979; Данилова, 1992; Мозговой, Розенберг, 1992; Соколов Е. Н., 1993). Комплексные раздражители «могут восприниматься животными как единое воздействие», хотя «сила различных раздражителей, входящих в комплекс, – разная, о чем можно догадаться по ответной реакции на одиночные раздражители» (Шепелева, 1971, с. 4). В целом, в поведении млекопитающих, правило гетерогенной суммации одиночных раздражителей (Lorenz, 1939; Seitz, 1943;

Tinbergen, 1951), в сравнении с гештальт-принципами (Koffka, 1935), выражено в меньшей степени (Klopfer, 1973).

Определение в потоке поведенческой активности «границ» двигательных реакций, начатое бихевиористами (Watson, 1930), до сих пор не утратило актуальности (Баскин, 1976; Попов, Ильченко, 1990; Гороховская, 2001; Владимирова, 2010д и др.). Не просто унифицировать поведение диких животных, наблюдаемое «в естественных и приближенных к ним условиях» (Зорина и др., 2002, с. 32). К. Лоренц (1955), сравнивая поведение близких видов птиц, высказывал предположения о существовании врожденных двигательных паттернов. В отношении поведения млекопитающих не получено генетических подтверждений существования таких паттернов. При троплениях амурского тигра, харзы, рыси, ирбиса Е. Н. Матюшкин (2005) использовал выражения, предполагающие наличие поведенческих паттернов: «элементы следовых цепочек, характерные для вида», «стойки», «следовые признаки изменения аллюра», «стереотипные приемы поведения», «характерные позы». Л. М. Баскин (1976) указывает на проблему подбора критериев, позволяющих унифицировать анализ поведения: «приходится отказаться от надежды найти естественную мельчайшую единицу поведения» (1976). Действительно, безусловные и условные рефлексы сопровождаются дополнительными движениями (Анохин, 1968). Кроме того, паттерны двигательных реакций характеризуются изменчивостью (Хайнд, 1975), а инстинкты – «автокорреляциями» (Непомнящих, 2012).

Сложность унификации простейших единиц поведения, по мнению Л. М. Баскина (1976, с. 7 – 8), имеет следующие причины: 1) необходимость измерения, описания, сравнения и систематизации компонентов поведения, а также невозможность сопоставления поведения с какими-либо другими явлениями, поскольку «оно само служит их мерой»; 2) сложность анализа элементарных единиц поведения в различных ситуациях; 3) акцентирование различных компонентов идентичных поведенческих актов разными независимыми исследователями; 4) сопряженность процессов наблюдения и обработки данных, необходимость обобщений и абстрагирований «уже в начальный момент исследования».

На основании различия актуальной цели поведения, У. Р. Эшби (1964) предлагал различать «линии поведения». В данной монографии использована структурная модель поведения, похожая на модель, предложенную Л. М. Баскиным (1976, с. 7 – 10). Используя наработки предшественников, Л. М. Баскин предложил в качестве крупных слагаемых поведения выделять «типы активности». Последние, в свою очередь, подразделяются на «образцы поведения», состоящие из «унитарных реакций». Унитарным реакциям приписана функциональная способность к «выполнению одиночного приспособительного действия».

К. Лоренц утверждал, что в основе поведения животных лежат «единицы» движения, постоянная форма которых закреплена генетически – «фиксированные действия» или «видоспецифические паттарны» (Lorenz, 1950, 1955). Поведенческие паттерны, наряду с традиционными морфологическими характеристиками, применяемыми в таксономии, К. Лоренц предлагал считать признаками, ассоциированными с видовой принадлежностью. «Не существует на самом деле никакого другого способа видеть врожденные и приобретенные в онтогенезе видоспецифические моторные паттерны, кроме того, чтобы внимательно смотреть на многие близкородственные виды одновременно. Вот почему люди, которые никогда так не делали, вряд ли поверят в существование таких моторных паттернов», – писал К. Лоренц (Lorenz, 1955, p. 169–170).

Л. В. Крушинский предложил выделять «унитарные реакции» (от лат. *unitas* – единое целое), определяемые им как «целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не строго фиксировано. Этот акт поведения направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения» (Крушинский, 1960, с. 12–13). Вариативность условнорефлекторного компонента унитарной реакции этот автор объясняет действием естественного отбора. По мнению Л. М. Баскина (1976), в представлениях Л. В. Крушинского «структура поведения берется за основу, однако отмечается выполнение одиночного приспособительного действия». В отличие от рефлекса, который является интегрированной единицей деятельности нервной системы (Павлов, 1951), «унитарные реакции поведения», предложенные Л. В. Крушинским (1960, с. 12) обладают следующими свойствами: 1) характеризуют поведение, а не нервную систему; 2) объединяют временные и постоянные нервные связи; 3) осуществляются при участии высших отделов нервной системы. С помощью «экстраполяционных рефлексов» (Крушинский, 1983) животные переносят («экстраполируют») познанные материальные свойства объектов и явлений окружающей среды в новую ситуацию.

В зарубежных исследованиях, проведенных вслед за К. Лоренцем, широко используется понятие «образец (паттерн) поведения» (Scott, Fuller, 1965, цит. по: Баскин, 1976), причем, по мнению Л. М. Баскина (1976), акцент делается не на не структуру поведенческих реакций, а на их адаптивную функцию. Сами реакции могут быть как простыми рефлексами, так и функционально более сложными «частицами волевого поведения» (Там же).

Успех детальных троплений возможен только при знании совокупности двигательных паттернов изучаемого вида. Необходимо иметь четкое представление о том, какого рода отпечатки остаются на заснеженном грунте при реализации того или иного паттерна, с учетом возможных вариаций.

Совокупность паттернов, характерная для той или иной функциональной формы поведенческой активности, с поправкой на половозрастную принадлежность, гомологична этограмме, но определяется с учетом материальных обстоятельств зимней активности.

О методиках «адекватного описания стереотипов поведения», применяемых в современной этологии, можно прочитать в обобщающей сводке Е. Н. Панова (Панов, 2005, с. 104 – 123). Этограммой обычно называют полный перечень двигательных (поведенческих) паттернов, проявляемых особями данного вида (Крушинский, 1977; Дьюсбери, 1981). Иногда видовую этограмму рассматривают как набор статических поз, характерных для данного вида животных. При описании и классификации поведения млекопитающих принимается во внимание «динамическая форма поведения», под которой понимается группировка сходных «пространственно-временных паттернов мышечных сокращений», «проявляющихся одновременно или последовательно», причем учитывается, что «каждый паттерн изменчив в определенных пределах» (Хайнд, 1975, с. 20; Гороховская, 2001, с. 116 – 125). Хайнд указывает, что «предпочтительнее функциональная классификация паттернов: «угроза», «ухаживание», «охота» (там же, с. 24). Каждый класс поведенческих реакций, «охарактеризованный по результатам», можно дифференцировать далее, выделив более мелкие группы по «внешнему описанию». «Метод описания по последствиям позволяет описывать элементы поведения по объективно определяемым изменениям в окружении [например, по следам – Э. В.], и, таким образом, этот метод относительно свободен от неточностей наблюдения» (там же, с. 20 – 21).

В качестве внутренних причин, поведение живых организмов определяется их биологическими потребностями (Павлов, 1951; Bindra, 1961; Марютина, Ермолаев, 1997; Данилова, 1998 и др.). Потребности в конкретный момент времени могут быть описаны и систематизированы с применением понятия «мотивация» (Леонтьев, 1994; Анохин, 1996; Сахаров, 2012). Мотивация – это «побуждения, вызывающие активность организма и определяющие ее направленность» (Краткий психологический словарь, 1985, с. 190). По мотивационной направленности поведенческой активности зоологи обычно различают следующие формы поведения: а) кормовое (пищедобывательное) поведение; б) территориальное (включая маркировочное); в) защитное (бегство, угрозы); г) репродуктивное (ухаживание, выведение потомства); д) социальное; е) исследовательское поведение. Также, в отдельные группы иногда выделяют формы поведения, направленные на поиск оптимального температурного режима (комфортное поведение), манипуляционное, гигиеническое, игровое и др. (Баскин, 1977; Заболотских, Корытин, 1979; Гайдарь и др., 1983). В связи с необходимостью формализации данных, полученных в ходе троплений, автором данной монографии была проведена функциональная классификация

поведения некоторых видов хищных млекопитающих Средней полосы России, основанная на эмпирическом материале и наработках предшественников (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014).

В структуру модели поведения животных, адаптирующихся в естественной среде обитания, должны быть включены как элементы поведения, так и его детерминаты. Поведение определяется двумя группами факторов (Hull, 1943; Guttman, 1964; Ashby, 1956; Владимирова, Мозговой, 2006б; Шамис, 2010 и др.). Условно их можно определить как внутренние и внешние. Внешние определяются состоянием среды обитания, включая следы других зверей, внутренние – состоянием самой особи, поведение которой изучается. К внутренним факторам, определяющим поведение, относятся следующие феномены: а) мотивация осуществляемого поведения; б) видовая принадлежность особи; в) физиологическое состояние систем организма, и прежде всего, – нервной и эндокринной; г) врожденные способности рецепторов; д) индивидуальные особенности поведения (приобретенные рефлексы и навыки, тип нервной системы, опыт успехов и неудач); е) половая и возрастная принадлежность особи; ж) состояние памяти и содержание запомненной информации; з) контекст поведения. Кроме того, на поведение отдельной особи влияет весь комплекс биосоциальных отношений, сложившихся в популяции и биоценозе (Владимирова, Мозговой, 2006б).

Если внешнюю среду можно описать «набором признаков точек метрического пространства», то «взаимодействие организма и внешней среды характеризуется изменением «внутренних состояний организма» «под действием обобщенного входного сигнала», «с изменением интенсивности признаков, заданных для каждой точки пространства под действием выходных сигналов организма». «Зависимость выходных сигналов от внутренних состояний предполагается заранее определенной и однозначной, также как и зависимость внешней среды от выходных сигналов организма» (Мейтус, 1970, с. 81–82).

В представлениях В. Ю. Мейтуса (1970) о влиянии среды на поведение особи содержатся идеи, гомологичные представлениям кибернетиков об организме как автоматном преобразователе внешней информации (Гаазе-Рапопорт, 1961; Цетлин, 1963; Chakraborty et al., 2011; D’Souza, Shankar, 2012 и др.). Представления об изменении управляющих свойств среды под влиянием ранее осуществленного поведения (Мейтус, 1970), перекликаются с представлениями об информационных полях надорганизменного уровня как регуляторах поведения отдельной особи и популяции в целом (Наумов, 1977в; Мозговой, 1980, 2005а; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Никольский, 2013; Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

В теории информационно-знакового поля (Мозговой, 2005а) «видоспецифическим паттернам поведения» (Lorenz, 1950) соответствуют

«элементарные двигательные реакции» («элементарные реакции») (Мозговой, 1980; Владимирова, Мозговой, 2007а). В практике троплений, непрерывный поток поведения, зафиксированный в следах на снегу, делится на участки, подлежащие количественному учету и имеющие начало и конец. Такими единицами учета являются дискретные отрезки следовой дорожки, соответствующие отпечаткам отдельных элементарных поведенческих реакций. Подсчет элементарных реакций позволяет дать количественную оценку процессам, «сводящим многообразие внешних воздействий на особь к ограниченному числу ее ответных реакций» (Мозговой, 2004). Позже было предложено учитывать унитарные реакции, состоящие из элементарных реакций. В отличие от элементарных реакций, унитарные реакции имеют определенное адаптивное значение (Владимирова, 2010л; 2012в, 2013а; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014).

В современной теории математического моделирования считается, что влияние «факторов, не имеющих количественной оценки», «на функцию отклика», а также влияние «неконтролируемых переменных», «целесообразно исследовать методами дисперсионного анализа» (Гринин и др., с. 122). Это справедливо и при моделировании адаптивного поведения (Rosental, 1976; Дружинин, 1997; Сидоренко, 2002 и др.), хотя недостаточный объем эмпирического материала и ошибочные умозаключения, оказавшие влияние на саму структуру модели, могут послужить причиной «артефактных выводов» (Корнилова, 1997, с. 183).

Рассмотренные теории, модели и представления о наиболее значимых факторах поведения не противоречат друг другу, а акцентируют внимание исследователя на разных проблемах и побуждают задавать разные вопросы. Какой бы совершенной ни казалась та или иная модель реальности, она отражает не «саму реальность», а наши представления о ней (Кондаков, 1975; Мельников, 1978; Микешина, 2005 и др.). Если предположить, что модели реальности – это и есть сама реальность, то можно впасть в методологическое заблуждение, при котором возникает доверие только к одной научной модели, а все прочие модели полагаются ошибочными (Амосов, 1965; Функциональные…, 1972; Анцыферова, 1974; Краснощеков, Розенберг, 1975; Тондл, 1975; Урсул, 1975; Дубровский, 1980; Биология…, 1983; Киндлер, 1985; Кассирер, 1988; Гиляров, 1998а, 1998б; Лебедев, 1998; Мышкис, 1992; Берков, 1998; Делез, 1998; Владимирова, Мозговой, 2006б; Керженцев, 2006 и др.).

Поведение животных может быть рассмотрено в качестве особой формы экологических адаптаций (Мантейфель, 1974, 1980; Новиков, 1975; Шилов, 1977; Behavioral…, 1984, 1985; Яблоков, 1987 и др.), что особенно важно для целей экологического исследования. Особенности поведения особей и их группировок маркируют состояние средовых факторов и популяций (Шилов, 1977; Яблоков, 1987; Соколов, 2003б). «Поведенческая адаптационная система»

приобретает особое значение при наиболее сложных биотических и абиотических отношениях животных (Мантейфель, 1974; Панов, 1983б), в связи с ее быстродействием и свободой от морфофизиологических ограничений (Шилов, 1977).

Интересна метафора А. М. Гилярова (1998а, 1989б), сравнившего многообразие функционирований особей и экосистем с ситуацией на шахматной доске. Моделирование в экологии возможно потому, что, «несмотря на очень большое число конкретных вариантов расстановки фигур в игре, правила игры все-таки четко сформулированы». Задача ученых – наблюдая «игровую ситуацию на шахматной доске» – природную эмпирическую картину, – вычислить эти «правила». Решение такой задачи позволит построить объяснительную и, главное, предсказательную модель реальности (Гиляров, 1998б, с. 98).

Таким образом, задача моделирования и исследования адаптивного поведения особи не представляется в настоящее время неразрешимой.

Во-первых, ученые раскрыли ряд механизмов центральной нервной системы, управляющих поведением особи таким образом, что оно направляется на достижение «полезного результата деятельности» (Анохин, 1978а), наиболее актуального на данный момент времени. Иными словами, обнаружен «биологический субстрат генерации поведенческих актов» (Сахаров, 2012), благодаря которому «системная организация поведения» (Анохин, 1978в) получает материально выраженный управляющий фактор, причем «цель управления возникает внутри системы, а не задается извне» (Ляпунов, 1980, с. 216).

Во-вторых, создание концепции информационных полей млекопитающих (Наумов, 1977в; Мозговой, 1980, 2005а и др.) способствовало уточнению роли внешнего популяционного управления, действующего на иерархическом уровне отдельной особи (Никольский, 2013).

В-третьих, метод детальных троплений позволил изучать в динамике количественные и качественные характеристики поведения, проявляющиеся по мере восприятия особью внешней информации и генерации адаптивных поведенческих ответов (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998). Это помогло связать представления о ведущей роли мотивации как фактора, определяющего поведение (Tolman, 1932; Behtereva, Gretchin, 1968; Симонов, Судаков, 1978), с функциональной формой активности особи, адаптирующейся в естественной среде обитания (Vladimirova, 2011; Владимирова, 2012г).

Далее, унифицированные характеристики поведения и внешней среды были использованы в модели информационного взаимодействия особи и биогеоценоза (Владимирова, Мозговой, 2006б; Владимирова, 2012е, 2013а; Владимирова, Морозов, 2014). Модель предполагает возможность анализа процессов эффективного самоуправления и внешнего управления живых

систем, направленных на достижение оптимальной приспособленности и выживание (Мозговой, 2005а, Владимирова, 2013б, 2013в; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014; Владимирова, Ситникова, 2014 и др.).

1.6. Исследование экологии животных методом зимних троплений

Вопросы экологии животных, традиционно изучаемые с применением метода зимних троплений. Приспособительное поведение как частный случай экологических адаптаций. Этологические аспекты экологических исследований

Работа, результаты которой здесь изложены, проведена, главным образом, методом зимних троплений. Он известен с начала прошлого века (Seton, 1909, 1912, 1958; Беляев, 1925; Житков, 1928; Снигиревская, 1929; Ралль, 1935; Капланов, 1948 и др.).

Данные троплений, полученные в естественных биотопах, успешно применяли при изучении экологии зверей различных видов: волка (Ушков, 1947; Приклонский, 1981; Корытин, 1986; Эрнандес-Бланко и др., 2005; Мельник и др., 2007), бурого медведя (Корытин, 1986; Пажетнов, 1990; Пучковский, 2005), обыкновенной лисицы (Зворыкин, 1934б; Мантейфель, 1948; Чиркова, 1955; Корытин, 1968а, 1968б, 1970, 2001; Ивантер, 1975; Приклонский, 1975; Бородин, 1976; Лосев, 1976; Соломин, 1979; Михайлов, Егоров, 1980; Харченко, 1995), енотовидной собаки (Бородин, 1981; Насимович, 1985), барсука (Соломатин, 1979; Бородин, 1981), амурского тигра (Капланов, 1948; Мариковский, 1956; Матюшкин, 1977, 1987; Гудрич и др., 2005) и среднеазиатского тигра (Никольский, 2012), рыси (Матюшкин, 1974; Осмоловская и др., 1974; Руковский, 1977; Желтухин, 1986), соболя (Дулькейт, 1929; Раевский, 1948; Тарасов, 1959; Михайловский, 1981; Монахов, Бакеев, 1981; Сафронов, Аникин, 2000), лесной куницы (Теплов, 1960; Данилов, Ивантер, 1967; Данилов, Туманов, 1976; Мозговой, 1976; Граков, 1981; Назаров, 1981; Франчески, 1988; Воронин, 1990; Михеев, 2000; Простаков, Комарова, 2009), каменной куницы (Новиков, 1959; Михеев, 2002), итаси (Беньковский, 1974), горностая (Насимович, 1949; Тарасов, 1959; Лобачев, 1978; Кукарцев, 1981; Плешак, 1986, 1988а, 1988б; Фалин, 1986; Ломанов, 2000), колонка (Михайловский, 1981), ласки (Юргенсон, 1932; Насимович, 1949), росомахи (Черникин, 1970), бродячих собак и кошек (Артемова, Владимирова, 2007), белки (Кириков, 1952; Кирис, 1965; Мозговой, 1967), зайцев (Груздев, 1974; Михеев, 2008), лося (Семенов-Тян-Шанский, 1948; Насимович, 1955; Падайга, 1984; Гордиюк, 1990), оленей (Никольский и др., 1975), косули (Падайга, 1984; Михеев, 2009), кабарги (Соколов, Приходько, 1988), кабана (Антонов, 2003), степной пищухи (Никольский и др., 2000), а

также других животных. Некоторую информацию об активности на заснеженном грунте могут дать исследователю следы птиц (Промптов, 1949; Новиков, 1953; Флинт и др., 1968; Гудков, 2008), околоводных зверей – норок и выдры (Терновский, 1977; Вайсфельд, 1977; Седаш, 2011; Филипьечев, 2011), насекомоядных (Ивантер, 1975), грызунов (Снигиревская, 1929; Ралль, 1935; Ивантер, 1975, Кравченко, Москвитина, 2008).

Следы хищных зверей также изучали В. И. Абеленцев, В. К. Абрамов, В. А. Агафонов, С. А. Альбов, Д. И. Асписов, А. А. Астафьев, В. В. Байдерин, Ю. Н. Бакеев, И. И. Барабаш-Никифоров, В. И. Базыльников, Л.М. Баскин, О. А. Беглецов, С. Е. Беликов, В. Н. Белянин, А. В. Беляченко, Л. М. Беньковский, В. П. Береснев, К. И. Бердюгин, В. В. Бианки, Г. Я. Бобырь, В. Н. Большаков, А. П. Брагин, Г. Ф. Бромлей, М. А. Вайсфельд, Е. А. Ванисова, Ф. Г. Велижанин, М. И. Владимирская, В. А. Волков, Я. Л. Вольперт, А. А. Воронин, В. П. Вшивцев, Г. С. Гайдарь, И. С. Гайдарь, С. П. Гапонов, В. Г. Гептнер, А. М. Гинеев, М. Е. Гольцман, Н. М. Гордиюк, П. И. Горшков, З. А. Грибова, Н. Д. Григорьев, К. Я. Грунин, В. М. Гудков, И. Г. Гурский, В. Г. Давыдов, П. И. Данилов, М. Г. Дворников, К. Долейш, М. А. Дубянский, В. В. Дуров, В. А. Дымин, Г. М. Ельский, А. Д. Ердяков, И. В. Жарков, Е. С. Жбанов, В. И. Животченко, В. А. Зайцев, К. В. Захаров, Р. С. Захаров, Б. П. Завацкий, Е. Л. Зверев, Б. Д. Злобин, А. Н. Зырянов, П. Д. Иванов, В. М. Издебский, М. Л. Калецкая, Л. Г. Капланов, А. А. Карандин, С. В. Кириков, И. Д. Кирис, Н. В. Князьков, Е. З. Когтева, И. С. Козловский, А. М. Кончиц, К. И. Копеин, П. Н. Кораблев, Г. П. Коротаев, Н. Д. Корчмарь, Н. С. Корытин, Б. Ф. Коряков, В. В. Кочетков, Е. П. Крученкова, А. Н. Кудактин, В. А. Кузякин, В. А. Кукарцев, С. А. Куклин, А. Г. Куприянов, С. П. Кучеренко, Н. П. Лавров, Н. И. Ларина, В. Д. Лебедев, В. П. Литвинов, Е. М. Литвинова, В. А. Лобанов, Ю. С. Лобачев, И.К. Ломанов, И. А. Львов, В. С. Лукаревский, Л. И. Маковкин, Ю. М. Малафеев, П. С. Мануш, В. И. Машкин, С. А. Мельджюнайте, А. В. Михеев, А. В. Молочаев, В. Ф. Морозов, А. А. Назаров, Н. П. Наумов, С. П. Наумов, А. П. Никаноров, А. А. Никольский, С. И. Обтемперанский, Н. Г. Овсянникова, С. И. Огнев, С. В. Огурцов, В. Н. Павлинин, Г. Н. Парамонов, В. Я. Паровщиков, С. Д. Перелешин, Н. М. Полежаев, А. Г. Полозов, С. В. Попов, А. Д. Поярков, Н. И. Простаков, Ю. Г. Пузаченко, В. В. Раевский, В. В. Рожнов, М. А. Рубина, О. С. Русаков, Н. Н. Русакова, Л. С. Рябов, Ю. А. Салмин, Е. А. Самойлов, Б. Т. Семенов, В. В. Семенов, О. И. Семенов-Тян-Шанский, Ю. П. Сержавин, В. А. Сигарев, В. Е. Сидорович, В. Н. Скалон, В. В. Склюев, А. А. Слудский, В. А. Смелов, В. С. Смирнов, Г. Г. Собанский, А. А. Соколов, В. Е. Соколов, В. И. Соколов, С. М. Сокольский, И. А. Соловей, А. О. Соломатин, Ю. Н. Спасовский, И. Д. Старков, П. П. Стрелков, С. У. Строганов, А. М. Субботин, П. П. Тарасов, В. П. Теплов, Е. Н. Теплова, Д. В. Терновский, И. Л. Туманов, И. В. Фалин, А. О. Филипьечев, Ю. И. Франчески, И. М. Фокин, М. Е. Фокина, А. М. Хагундокова,

С. И. Хорин, Н. Г. Челинцев, М. Д. Чистополова, В. Д. Шамыкин, Ф. Д. Шапошников, В. А. Шилов, Л. М. Шиляева, А. С. Шишкин, Ю. Ф. Штарев, Н. Г. Шубин, Т. В. Шуйская, А. Г. Юдаков, В. Г. Юдин, Е. В. Юдина, И. В. Юдина, Ю. П. Язан, Ю. А. Яровенко и другие исследователи.

Тропления следов жизнедеятельности («tracking techniques», «tracking surveys», «individual tracking data») в ходе изучения экологии хищных млекопитающих применяли и зарубежные исследователи (Tinbergen, 1972; Thompson, Colgan, 1990; Korpimäki et al., 1991; Jędrzejewski et al., 1993; Buskirk, Powell, 1994; Zielinsky, Kucera, 1995; Davis, 1996; Bowman, Robitaille, 1997; Wessels, 1997; Becker et al., 1998; Helle et al., 2000; Robitaille, Aubry, 2000; Gompper, 2002; Mowat, 2006; Goszszynski et al., 2007; Kittle et al., 2008 и др.**)**.

Информация, полученная следопытами на песке или влажном грунте, зачастую характеризуется неполнотой и фрагментарностью, а сама техника троплений полагается скорее «искусством», чем «наукой» (Liebenberg, 1990; Brown, 1999; Rezendes, 1999 и др.). Тем не менее, среди зарубежных натуралистов получили признание высоко информативные руководства по технике троплений следов зверей, а также определению видовой, половой и возрастной принадлежности их жизненных отправлений и издаваемых звуков (Martin et al., 1951; Einarsen, 1956; Seton, 1958; Lawrence, Brown, 1967; Bang, Dahlström, 1974; Salder, 1987; Forest, 1988; Halfpenny, 1988; Whitaker, 1996; McDougall, 1997; Elbroch, 2003; Jędrzejewski**,** Sidorovich, 2011 и др.).

В связи с широким распространением экологического движения среди всех слоев населения, изданы большими тиражами полевые руководства по распознаванию отличительных признаков животных, растений и минералов, которые могут быть использованы как любителями, так и профессиональными натуралистами (так называемые «петерсоновские полевые путеводители» («Peterson Field Guides») (Burt, Grossenheider, 1976; Bowers et al., 2004; Murie, Elbroch, 2005 и др.). Целью таких руководств является развитие способности «наблюдать, понимать и сопереживать» («observe, understand and feel empathy») (Salder, 1987, p. 5).

Эти душевные качества способствуют формированию у людей природоохранного экоцентрического, а не потребительского антропоцентрического мировоззрения (Владимирова, Мозговой, 1997; Мозговой, Владимирова, 1997; Евсеев, Красовская, 2012 и др.), освобождают от «эгоистических устремлений в отношении биосферы» (Мозговой, Мозговая, 2005, с. 58). В условиях современного экологического кризиса подобные мотивации исследователя не менее важны, чем грамотный научный анализ (Дерябо, Ясвин, 1996; Куляшова, 1997; Владимирова, 1999, 2008; Кошелев, 2013 и др.), поскольку «адекватность действий человека законам природы» зависит от сформированности «нравственных норм в отношениях со всей сферой живого» (Мозговой, Мозговая, 2005, с. 59).

Комбинирование зимних троплений с современными «неинвазивными» генетическими методиками (ДНК-анализом волос, фекалий и т. д.) повышает качество идентификации вытрапливаемых особей, дает информацию о видовом составе их диеты и не травмирует животных (Pilot et al., 2006; Balestrieri et al., 2011; O'Mahony et al., 2012; O'Meara et al., 2014 и др.).

В заповедном деле, фаунистике и экологии животных широкое распространение получили также дистанционные методы исследования, в частности, метод радиослежения (Harris, 1984; Aebischer et al., 1993; O'Doherty et al., 1995; Гудрич и др., 2005; Данилов, 2011; Дистанционные ..., 2011; Добрынин, 2011). ДНК-идентификация физиологических отправлений зверей, зимние тропления, применение фотоловушек, а также телерадиослежения имеют свои достоинства и недостатки (Матюшкин, 2000; Becker et al., 2004; Gese, 2004; Steadman et al., 2004; Gompper et al., 2005; Pilot et al., 2006; Lucentini et al., 2007; Rosellini et al., 2008; O'Meara et al., 2014 и др.).

Комбинирование данных методик позволяет максимально использовать достоинства каждой (Aebischer et al., 1993; Woods et al., 1999; Гудрич и др., 2005; Ruiz-González et al., 2008 и др.). При всей практичности и точности, применение радиослежения требует предварительного отлова зверей и их иммобилизации. При этом иногда травмируются объекты исследования, особенно животные крупных размеров (Матюшкин, 2005). Если, к примеру, при изучении закономерностей эпизоотий можно смириться с негативными последствиями установки радиодатчиков (Harris, 1984; Coman et al., 1991; Doncaster et al., 1991; Chautan et al., 1998), то при исследовании экологии редких и исчезающих видов это совершенно недопустимо.

Метод зимних троплений позволяет раскрыть различные экологические и зоопсихологические аспекты приспособительного поведения зверей и птиц. Характеризуя высокую эффективность метода зимних троплений, А. А. Насимович (1948а) указывал: «Тропления животных позволяют день за днем следить за поведением одних и тех же особей, что даёт незаменимый материал для выяснения типов экологической специализации в пределах вида. От знания жизни нескольких конкретных особей значительно легче перейти к установлению норм, наиболее характерных для вида в целом. Вместе с тем, тропления дают очень ценный материал для суждения о внутривидовых и межвидовых отношениях, о степени экологической пластичности вида в условиях данного ландшафта и факторах, определяющих численность вида».

С помощью зимних троплений зоологи изучают численность животных, их распределение по территории, миграции и кочевки, особенности использования кормовых и защитных условий местообитаний, размеры индивидуальных участков, устройство лежек и убежищ, принципы их использования (Насимович, 1948а; Новиков, 1953; Зимний…, 1981; Челинцев, 2000; Владимирова, Мозговой, 2009а, 2009б, 2010а, 2010б; Владимирова, 2013д и

др.). Этим методом исследуются общая локомоция и пространственная ориентация животных, их повадки, индивидуальные привычки и видовые зоопсихологические особенности, приемы добычи пищи и запутывания следов, использование запасов корма и общие навыки выживания в антропогенной среде обитания (Матюшкин, 2005 и др.). Полезную информацию, при изучении традиционных вопросов экологии животных, поставляют тропления, проведенные как общепринятым методом (Новиков, 1957; Формозов, 1959), так и детальным (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1982, Мозговой и др., 1998).

По мнению В.Е. Соколова, «зимняя экология и поведение млекопитающих многих видов пока еще мало изучены» (Соколов, 1992, с. 3). Обобщая данные троплений, эколог может сделать выводы о характерных чертах адаптации отдельных особей и внутрипопуляционных группировок, получить представление о структурах популяции (половой, возрастной и этологической), движениях ее численности. Результаты подобных исследований, в частности, обобщены в коллективных монографиях серии «Промысловые животные СССР и среда их обитания» (Соболь, куницы, харза, 1973; Колонок, горностай, выдра, 1973; Песец, лисица, енотовидная собака, 1977; Рысь, 2003 и др.). Эти работы дают богатую информацию о региональных особенностях экологии охотничьих зверей. За годы, прошедшие после выхода указанных изданий, актуальность проблемы сохранения видового разнообразия хищных зверей обострилась по всем регионам России и зарубежья (Состояние…, 2011; Большаков, Корытин, 2012; Дмитриев, Синичкин, 2012 и др.).

Методика детальных троплений, разработанная Д. П. Мозговым (1980, 2005а), отличается своеобразием. Она предполагает изучение вопросов экологии животных с помощью анализа поведенческих реакций самих животных. Предполагается регистрация численных и качественных характеристик взаимодействий особей и среды через учет показателей информационно-знакового поля. Между тем, тропления успешно применяются в науке много десятилетий (Капланов, 1948; Ванисова и др., 2013). Подробная регистрация следов, с учетом показателей знакового поля, не отменяет традиционную технику троплений, а дополняет ее (Владимирова, 2012м, 2013е, 2013ж и др.).

Е. Н. Матюшкин (2000) предлагает изучать с помощью зимних троплений следующие «аспекты биологии и поведения крупных хищных млекопитающих»: «многообразие локомоции, воздействие на нее снежного покрова»; «сеть перемещений животных, связь ее с контурным рисунком местообитаний, системой ближних и дальних ориентиров»; «биотопическую избирательность»; «протяженность суточного хода зверей»; «состав добычи и количество потребляемой пищи»; «охотничье поведение и успешность охоты»; «поведение хищников у добычи (характер ее поедания, перетаскивания,

запрятывания), формирование здесь временных микроучастков обитания»; «положение и размеры участков обитания: за зиму, в аспекте сезонной динамики, в аспекте многолетней динамики»; «неравномерное использование участков обитания (вычленение в них «ядра» и периферии, центров активности»; «маркировочное поведение, распределение меток на маршрутах зверей, в ядрах и на периферии участков»; «появление молодняка, местонахождение выводковых убежищ»; «индивидуальную судьбу животных, динамику состава популяционных ячеек» (Матюшкин, 2000, с. 425).

Н. Н. Руковский (1986) предлагает разделить все следы жизнедеятельности животных на пять групп: следы, связанные с передвижением, трофической деятельностью, использованием убежищ, следы жизненных отправлений и следы общения животных между собой. При перемещении зоолога по суточному наследу вытрапливаемой особи (или по достаточно протяженной части суточного наследа) ни одна из групп, классифицированных Н. Н. Руковским, не остается без внимания. Кроме того, ориентируя исследование коммуникаций животных по их следам, зоолог моделирует процесс общения млекопитающих как «процесс восприятия информации посредством стимулов, которые организмы воспринимают из внешней среды» (Marler, 1967, p. 769), что соответствует современному объективному представлению о коммуникациях животных, разделяемому большинством ученых (Мозговой, 1985б; Мозговой, Розенберг, 1992; Stegmann, 2013 и др.).

Экологические проблемы, разрабатываемые с применением метода зимних троплений, перечислены ниже. С применением зимних троплений обычно изучаются различные видовые особенности трофического и топического поведения млекопитающих, их охотничьи повадки, способы избежания опасности, конкурентные отношения и т. д. (Ушков, 1947; Насимович, 1949; Чиркова, 1955, 1967; Обтемперанский, 1959; Наумов, Шаталов, 1974; Гайдарь, 1979; Соломин, 1979; Владышевский, 1980; Krohn et all, 1997; Зайцев, 2000; Gompper, 2006 и др.). По следам можно проводить каталогизацию форм поведения животных разных видов, составляя видовую этограмму (Слоним, 1976; Баскин, 1978; Hinde, 1982 и др.). Эти сведения могут быть учтены при экологических исследованиях (Gese, 2004; Jędrzejewski, Sidorovich, 2011 и др.). К примеру, резкое изменение условий существования обычно вызывает стресс в популяциях, что отражается на поведении обыкновенной лисицы (Склюев, Владимирова, 2009 и др.).

В частности, метод троплений пригоден для изучения закономерностей поведения, позволяющих животным оптимально использовать территорию (Флинт, 1977; Шилов, 1977, 1991; С. А. Корытин, 1979; Новиков, 1981; Соломин, 1981; Гольцман, 1983; Панов, 1983б; Фалин, 1986; Шенброт, 1986; Суворов, 2011 и др.). Изучаются этим методом и особенности суточного хода животных, их отношение к территории, миграции, биотопические и

стациальные предпочтения, пространственное размещение популяций в различных частях видового ареала (Мозговой, Сигарев, 1976; Мельник и др., 2007; Владимирова, Мозговой, 2010б и др.). Коммуникации и маркировочное поведение также могут быть исследованы с помощью анализа следов (Соколов, Рожнов, 1979 и др.).

Зимний маршрутный учет (ЗМУ) численности животных также созвучен методу зимних троплений, так как знания экологии, полученные при троплениях, позволяют ввести в методику ЗМУ гибкие пересчетные коэффициенты, и это позволяет получать данные по абсолютной численности зверей, адекватные реальности (Асписов и др., 1967; Приклонский, 1973, 1975; Зимний…, 1981; Рационализация…, 1988; Корытин, Соломин, 1995; Челинцев, 2000; Романов и др., 2005; Ломанов, 2007; Состояние …, 2011 и др.).

Интересна инновационная модификация метода троплений, с применением специально обученных собак. По ходу троплений принимаются во внимание реакции собак на ольфакторные метки, оставленные животными, экология и поведение которых изучается по следам (Крутова, 2001). В частности, этим методом удалось уточнить численность амурского тигра.

Методом троплений изучаются поведенческие стереотипы животных таксономически близких видов (Lorenz, 1950, 1955; Наумов, 1963; Корытин, Соломин, 1969; Новиков, 1970б; Осмоловская и др., 1974; Баскин, 1976; Корытин, 1979; Lindstedt, Calder, 1981; Заболотских, 1983; Мозговой, Розенберг, 1992; Терновский, Терновская, 1994 и др.). Детальные тропления могут принести дополнительную информацию для сравнительного анализа адаптивных эколого-этологических особенностей животных разных видов (Мозговой, 2005а, с. 29).

Тропления позволяют изучать поведение отдельных особей и групп при различных характеристиках абиотической составляющей среды (Горшков, Зарипов, 1969; Насимович, 1970; Злобин, 1972; Сегаль, 1977 и др.). Возможен поиск корреляций между характером поведения животных и состоянием биотопа, включая уровень антропогенной нагрузки (Harris, Rayner, 1986; Dickman, Doncaster, 1987; Мозговой и др., 1998 и др.). Исследование пределов толерантности зверей при неблагоприятных («узких») условиях существования можно проводить с помощью зимних троплений (Беглецов, 2001 и др.).

Методом троплений проводится исследование видовых стереотипов поведения при различных мотивационных состояниях животных одного вида (Наумов и др., 1981; Панов, 1983б; Менджел, Кларк, 1992; Крученкова, Гольцман, 1994; Мозговой и др., 1998; Vladimirova, 2011 и др.). Половые и возрастные вариации поведенческой активности зверей также доступны для изучения методом троплений (Геодакян, 1976; Большаков, Кубанцев, 1984; Vos et al., 2001; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Владимирова, 2010в и др.).

Тропления позволяют изучать внутривидовые и межвидовые коммуникации животных, особенности поведения зверей во время ложного гона (Формозов, 1959; Слудский, 1964; Симкин, 1976, 1978; Sebeok, 1976; Темброк, 1977; Корытин С.А., 1979, 2000, 2002; Михайловский, 1981; Марков и др., 1983; Панов, 1983а, 2005; Наумов и др., 1981; Мозговой, 1985; Котенкова, 1988; Лукаревский, 1988а, 1988б; Никольский, Фроммолт, 1989; Мозговой и Розенберг, 1992; Bontadina et al., 2001; Владимирова, 2002а; Рожнов, 2004; Владимирова, 2011а и др.).

Кроме проблем этологической демэкологии, с помощью троплений можно решить некоторые вопросы популяционной экологии, связанные с плотностью популяций и ее регуляцией. У некоторых видов животных по следам можно определить демографический состав популяции: соотношение самцов и самок, молодых и взрослых особей, резидентов территории и пришлых особей (Корытин, 1979б; Матюшкин, 200 и др.). С помощью троплений выявляются некоторые особенности поведения, свойственные животным при различных статистических характеристиках популяции (Chitty, 1957; Christian, 1961; Наумов, 1963; 1967; Альтштуль, 1979; Мантейфель, 1980; Morse, 1980; Behavioural …, 1984; Гиляров, 1990; Шилов, 2000; Мозговой, Розенберг, 1992; Ломанов, 2000; Владимирова, Мозговой, 2010б и др.).

Тропления позволяют проводить учеты численности животных в абсолютных и относительных показателях (Кирис, 1965; Кириков, 1966; Бородин, 1979; Зимний …, 1981; Назаров, 1981; Винокуров, 1986; Агафонов, 1988; Корытин, Соломин, 1988, 1995; Граков, 1990; Бакеев, 1997; Назаренко, 2001; Корытин, 2002; Мартынов, Масайтис, 2002; Соломин, 2002 и др.). Также тропления позволяют решать задачи, связанные с различными проблемами охотоведения, звероловства и разведения охотничьих животных (Приклонский, 1973, 1981; Корытин, Соломин 1978б; Соломин, 1981; Агафонов и др., 1988; Мирутенко и др., 2009).

Поведенческая активность, проявленная животными в естественных условиях, может рассматриваться в качестве одной из форм их экологических адаптаций (Кашкаров, 1944; Мантейфель, 1974, 1980; Новиков, 1975, 1976, 1977; Душабаев, 1983; Яблоков, 1987; Шилов, 1991; Гороховская, 2001 и др.). Как утверждает Б. П. Мантейфель (1974, с. 9), «поведенческая адаптационная система, направленная на весь комплекс биотических и абиотических факторов», имеет особое значение «при биотических отношениях животных, отличающихся повышенной сложностью и изменчивостью». Проблема исследования адаптаций зверей, приобретенных в ходе онтогенеза, в XXI веке становится необычайно острой, из-за негативного воздействия на животных антропогенной деградации среды обитания (Соколов, 2003 и др.).

При классических троплениях зоолог длительно перемещается по следам одной вытрапливаемой особи, проходя при этом от километра до нескольких

десятков километров (Раевский, 1947; Насимович, 1948в; Мозговой, 1976 и др.). Отчеты подобных наблюдений характерны для работ натуралистов, работавших в середине XX века. Большинство современных исследователей, проявляющих интерес к следам зверей в природе, по-видимому, считают кропотливые наблюдения необоснованно трудозатратными. «В чистом виде» тропления, как метод исследования экологии животных, в последние десятилетия применяются не многими. Значительно чаще встречается комбинация тропления наследа одной особи с другими полевыми методиками, например, с учетами количества следов особи в пределах ее индивидуального участка, с выявлением убежищ, лежек, стаций кормопоискового поведения, локализаций переходов между участками и т. д.

Иногда применение троплений в комбинации с другими полевыми методиками приводит к курьезным результатам. Так, в Новой Зеландии проводили учет перемещений горностая *Mustela erminea* по индивидуальным участкам, а также выявляли половую структуру популяции и пространственное распределение особей (Purdey et al., 2004). Исследование вели с помощью живоловок («livetrapping»), учитывая следы, приводящие зверька к живоловке. На 38-километровой трансекте, проложенной в буковом лесу, по прямой линии было расположено 30 живоловок. Учет дал следующие результаты: обнаружено 2 самки и 23 самца. Размеры участков особей составили от 2,2 до 6,0 км в поперечнике. Ясно, что такое исследование не отразило ни действительной конфигурации индивидуальных участков горностаев, ни реальной картины половой структуры популяции, а подтвердило известный российским зоологам феномен различий в поведении самцов и самок хищных зверей: самки осторожнее самцов относятся к неизвестным предметам, расположенным на их участках, самцы активнее самок проявляют исследовательские реакции (Корытин, 1986; Мозговой, 1978; Владимирова, 2010в и др.).

Изучение поведения отдельных особей, внутрипопуляционных групп и популяций, обитающих на определенной территории, может «пролить свет» на различные проблемы аутэкологии, демэкологии и биогеоценологии, поскольку млекопитающие зачастую отвечают изменением поведения на динамику биотических и абиотических факторов среды обитания (С.А. Северцов, 1941; Кашкаров, 1928, 1944; Tinbergen, 1963; Наумов, 1972, 1977б, 1981; Klopfer, 1973; Wilson, 1975; Новиков, 1976; Флинт, 1977; Панов, 1983а, 1983б; Burkhardt, 1990; А.Н. Северцов, 1997 и др.).

Методом зимних троплений возможно решать не только задачи выявления адаптивных механизмов отдельных особей (Беньковский, 1974; Бородин, 1976 и др.), но также и некоторые задачи популяционной экологии (Чиркова, 1967б; Бакеев, 1973, 1983а; Альтшуль, 1979; Шиляева, 1980; Бородин, 1981; Брагин, 1986; Сафронов, Аникин, 2000; Беглецов, 2001; Корытин Н. С., 1983, 2002, 2011, 2013; Мозговой, 2005а и др.). В экологии животных принято исследовать

различные структуры популяции. Сюда относятся демографическая (половая и возрастная), пространственная (размерная и агрегативная), генетическая, фенетическая (полиморфная), этологическая структуры (Наумов, 1963; Дрё, 1976; Флинт, 1977; Бигон и др., 1989; Шилов, 2000; Галковская, 2001; Чернова, Былова, 2004 и др.). «Под структурой популяции понимается определенное количественное соотношение особей в популяции по тому или иному признаку и свойству. <…> Любая из перечисленных структур является экологической, так как структурированность по тому или иному признаку формируется в результате взаимодействия популяции со средой» (Галковская, 2001, с. 42).

«Систему взаимоотношений между членами одной популяции называют этологической или поведенческой структурой популяции» (Чернова, Былова, 2004, с. 255). «Этологическая структура неодинакова у разных видов; она закономерно изменяется при сезонных и непериодических изменениях условий существования, колебаниях плотности популяции, и отличается у популяций, занимающих разные биотопы» (Наумов, 1972, с. 37). Представляется целесообразным рассматривать внутрипопуляционные адаптации, обеспечивающиеся поведенческими механизмами, в качестве «аспекта пространственного структурирования» (Шилов, 2002, с. 246). «Прежде всего, пространственная структурированность определяет эффективное использование ресурсов среды (пищевых, защитных, микроклиматических и др.), снижая хаотичность их использования и, как следствие, уровень конкурентных отношений особей внутри популяции» (Там же). Таким образом, понятие «этологическая структура популяции» является неполным синонимом понятия «пространственная структура популяции».

Было выявлено, что на некоторые изменения условий среды животные отвечают однозначной динамикой поведения, в то время как изменение других условий приводит к разнонаправленным вариациям поведенческих реакций. Динамика поведения может быть вызвана различными причинами. Например, повышение встречаемости следов какого-либо вида хищных млекопитающих может указывать на возросшую численность популяции, но также может проявляться в связи с возросшей активностью зверей при неизменном уровне численности. Повышение активности происходит, к примеру, при снижении кормности угодий или при усилении межвидовой конкуренции (Данилов, Туманов, 1976; Соколов, Рожнов, 1979; Граков, 1981, 1990; Корытин Н.С., 2013 и др.). Таким образом, особенности структуры популяции оказывают влияние на поведение особи; это важно учитывать при работе методом троплений (Мозговой, Розенберг, 1992 и др.).

Однонаправленные изменения поведения млекопитающих могут служить маркерами структуры и динамики популяций, интенсивности конкуренции и степени воздействия антропогенного фактора (Chitty, 1957; Краснощеков, 1975; Наумов, 1981; Яблоков, 1987; Джиллер, 1988; Гиляров, 1990). «Разработка

теоретических аспектов поведения животных, исследование различных способов коммуникации необходимы для прогнозирования колебания численности и связанных с этим процессов, как для самих биоценозов, так и для человека» (Соколов, 1992, с. 3).

Особенности поведения млекопитающих, учитываемые с помощью параметров информационно-знакового поля, иногда маркируют динамику популяционных характеристик и состояние факторов среды обитания. Усиление антропогенной нагрузки на биотопы обитания хищных зверей обычно сопровождается повышением параметров поля (Мозговой, 1986; Мозговой, Розенберг, 1992; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Мозговой, 2005). При повышении численности лисицы обыкновенной, обитающей в Рождественской пойме р. Волги, параметры знакового поля лесной куницы, связанные с восприятием информации о лисице, также повысились (Мозговой, Розенберг, 1992). В другом исследовании, проведенном в Жигулевском заповеднике, выявляли значения параметра «напряженность поля», исследуя поведение ласки обыкновенной. На границе охраняемой территории заповедника напряженность поля оказалась достоверно выше, чем у животных, проявляющих активность далеко от границ заповедника (Фалин, 1986).

Особого внимания заслуживает гипотеза о гормональных механизмах саморегуляции популяций, выдвинутая рядом исследователей (Chitty 1960; Christian, 1961; Краснощеков, 1975; Behavioural … 1984; Дэвис, Кристиан, 1977). По этой гипотезе, любые популяции млекопитающих, включая хищников, поддерживают свою численность на уровне, адекватном условиям обитания. Делают они это посредством динамики биосоциальных отношений. Помимо генетических механизмов, обеспечивающих доминирование генотипов разной плодовитости, в зависимости от численности популяции, популяционная динамика основывается на механизмах стресса. Стресс изменяет величину экологической ниши, реализованной млекопитающими, а также их территориальные и репродуктивные поведенческие реакции, повышая агрессивность особей (Краснощеков, 1975; Шилов, 1977; Джиллер, 1988; Судаков, Умрюхин, 2010 и др.).

Гипотеза поведенческой регуляции численности популяций предполагает, что социальное поведение животных зависит от плотности популяции в данный момент времени (Шварц, 1980; Наумов и др., 1981; Панов, 1983б; Гиляров, 1990; Мозговой и др., 1998). Кроме того, стресс в популяциях хищных млекопитающих возрастает в ситуации высокого антропогенного воздействия на среду обитания, что, как правило, неблагоприятно влияет на репродуктивное поведение зверей (Чиркова, 1967а, 1967б; Наумов и др., 1981; Вайсфельд, 1985; Склюев, Владимирова, 2009 и др.).

На примере хищных млекопитающих, активных в зимнее время года, в этой книге рассматриваются способы решения некоторых экологических задач,

упомянутых выше. Так, метод зимних троплений позволяет изучать территориальность, под которой принято понимать поведение, нацеленное на пространственное ограничение перемещений зверей (Соколов, Рожнов, 1979). Эти вопросы особенно актуальны для экологии хищных млекопитающих, поскольку они являются консументами второго порядка, часто испытывающими недостаток пищевых ресурсов и охраняющими территорию (Элтон, 1934; Odum, 1971; Дажо, 1975; Chapin et al., 2002 и др.). В связи с территориальностью, встают проблемы исследования агонистического и маркировочного поведения зверей, определения размеров участков обитания и их динамики (Насимович, 1948а; Корытин, 1979; Соколов, Рожнов, 1979; Плешак, 1988 и др.).

«Охотничий район особи», или «территория, на которой особь живет достаточно длительное время» (Плешак, 1988), аналогичен «участку обитания» в определении В.Е. Соколова и В.В. Рожнова (1979). Он состоит из нескольких охотничьих участков, которые особь посещает с определенной периодичностью. Эта периодичность определяется видовой принадлежностью животного, кормовыми и защитными характеристиками участков, погодными условиями, наличием конкурентов, промыслом (Насимович, 1949; Вайсфельд, 1972; Асписов, 1973; Данилов, Туманов, 1976; Корытин, 1979; Соколов, Рожнов, 1979; Граков, 1981, 1990; Гайдарь, 1990 и др.).

Площадь охотничьего или суточного участка предлагается вычислять по схемам следовых дорожек (Плешак, 1988). На миллиметровой бумаге вычерчивается карта нескольких суточных наследов. За величину участка принимается площадь прямоугольника, две противоположные стороны которого параллельны линии, соединяющей убежища, при этом стороны прямоугольника являются касательными к наследу (Плешак, 1988).

Для решения этой и подобных задач, унифицирующих экологические показатели, необходимо проводить тропления (Ушков, 1947; Огнев, 1950; Новиков, 1959, 1981; Тарасов, 1959; Насимович, 1965; Вайсфельд, 1972; Приклонский, 1975; Бородин, 1976; Соломатин, 1979; Назаров, 1981; Поведение…, 1981; Соломин, 1981; Бакеев, 1983б; Фалин, 1986; Рационализация…, 1988; Руковский, 1988; Сидорович, 1995; Беглецов, 2000; Сафронов, Аникин, 2000; Соколов В. Е., 2003; Хагундокова, 2003; Матюшкин, 2005; Михеев, 2009; Фокина, 2009; и др.).

Известно, что чем сложнее психика какого-либо вида животных, тем большую роль в выживании его представителей играют поведенческие приспособительные реакции (Chiel, Beer, 1997; Hickman et al., 2001; Moreno, Lasa, 2003 и др.). Так, обыкновенных лисиц можно охарактеризовать как животных с лабильной психикой и относительно сложным поведением, в котором значительную роль играет научение (Формозов, 1959; Корытин, 1974, 1979). Совместные адаптации лисиц реализуются через поиск, избежание и

специфическое отреагирование объектов определенных классов, в частности, через подражательное поведение, реализуемое без непосредственных контактов, через восприятие следов адаптивного поведения предшественников (Склюев, Владимирова, 2009; Владимирова, 2010и, 2011е и др.).

Изучая животных в полевых условиях, зоологу необходимо ставить перед собой не только традиционные «экологические» исследовательские задачи, но также стараться не избегать проблем, которые принято классифицировать в современной науке как «этологические» и «зоопсихологические» (Новиков, 1975, 1976, 1977, 1980; Фабри, 1978, 1983; Гороховская, 2001). «Громадное значение психической деятельности как фактора приспособления животных» отмечал А. Н. Северцов (1997). Для выживания отдельных особей и групп, наряду с врожденными морфо-физиологическими и биохимическими адаптациями, особое значение получают приспособительные повадки и навыки животных, приобретенные в онтогенезе (А. Н. Северцов, 1967, 1997). В «быстро наступающих изменениях окружающих условий» большую роль для животных играет «ненаследственная приспособительная деятельность», представляющая собой специфическую, «пластическую» форму поведенческих адаптаций (А. Н. Северцов, 1997). Поэтому полевому биологу, изучающему зверей и птиц, нельзя обойтись без знания этологии и зоопсихологии (Новиков, 1974, 1977 и др.).

В целом, адаптивное поведение млекопитающих (включая циклические особенности суточной активности), наряду с физиолого-биохимическими и морфофизиологическими приспособительными механизмами, позволяет животным расширить диапазон условий внешней среды, пригодных для проживания (Шилов, 1977, 1991). При этом приспособительное поведение, по сравнению с биохимическими и морфофизиологическими адаптациями, способно «включаться» быстрее и действовать с меньшими затратами энергии (Большаков, 1972; Северцов А. Н., 1997; Мантейфель, 1980, с. 9). Такое поведение основывается на информации, сохраняющейся и накапливающейся в среде совместного обитания животных (Мозговой, Розенберг, 1992; Матюшкин, 2005 и др.). Особенности адаптивного поведения зверей успешно выявляются в ходе троплений (Раевский, 1947; Насимович, 1948а; Формозов, 1959, 1976; Bang, Dahlström, 1974 и др.).

Подводя итог выше сказанному, следует отметить, что зимние тропления хищных зверей до сих пор не утратили своей актуальности, несмотря на появление новых дистанционных методов исследования, включая авиамониторинг, картографические ГИС-технологии и фотоловушки (Gompper et al., 2006; Данилов, 2011; Добрынин, 2011 и др.). Зимние тропления, наряду с непосредственным наблюдением поведения животных, поставляют исследователю эколого-этологическую информацию в пространственно-временной и причинно-следственной связи с активностью изучаемых объектов.

Тропления, особенно дополненные современными приемами идентификации вытрапливаемых особей, до сих пор остаются одним из лучших методов изучения экологии и приспособительного поведения млекопитающих (Mohr, Stumpf, 1966; Research and Management…, 1994; Research Techniques…, 2000; Becker et al., 1998, 2004; Матюшкин, 2000, 2005; Elbroch, 2003; Mowart, 2006; O'Meara et al., 2014 и др.).

ГЛАВА 2

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.
ФОРМАЛЬНОЕ ОПИСАНИЕ ДЕТАЛЬНОГО ТРОПЛЕНИЯ

2.1. Необходимость модели поведения как инструмента, организующего процесс тропления

Этологические основания модели поведения млекопитающих, принятой в качестве базового формализма троплений

Среди книг отечественных авторов, в качестве руководств по троплениям, представляют непреходящий интерес «Спутник следопыта» А. Н. Формозова (1959, 1990) и «Следы в природе» П. Г. Ошмарина и Д. Г. Пикунова (1990). Кроме того, особенности зимних троплений (как научного метода) описаны в работах Н. А. Зворыкина (1934а, 1934б), А. А. Насимовича (1948а, 1955, 1963, 1965, 1970), В. В. Раевского (1947), О. И. Семенова-Тян-Шанского (1948), Г. А. Новикова (1957, 1959, 1981), С. И. Огнева (1962), С. А. Корытина (1968а, 1979, 1986, 1998), Н. Н. Руковского (1988), Е. Н. Матюшкина (2005), Д. П. Мозгового (1983б, 2005а), Д. П. Мозгового и Г. С. Розенберга (1992), В. М. Гудкова (2008) и других исследователей.

В данной работе, в качестве ведущей исследовательской техники, был применен *метод детальных троплений следов жизнедеятельности млекопитающих*. Это трудоемкий, но информативный способ изучения экологии и поведения животных, проявляющих активность в естественных биотопах. При планомерном применении, метод детальных троплений дает связные массивы данных, пригодные для извлечения экологических знаний. При этом вещественно-энергетические аспекты взаимодействий зверей с окружающей средой, традиционно выступающие предметом изучения экологии животных, рассматриваются в связи с информацией, полученной животными.

Метод детальных троплений следов жизнедеятельности млекопитающих заключается в составлении подробного, формализованного протокола поведенческих реакций, а также фиксировании различных обстоятельств их проявления. Это способ *унификации*, получения и накопления объективных данных, свидетельствующих об экологических особенностях и поведении животных. В соответствии с правилами организации этологических наблюдений (Quantitative…, 1977; Martin, Batson, 2007 и др.), «сырые» полевые материалы троплений подвергаются обработке, изучаются, используются для анализа и осмысливаются. В этой связи, наблюдения должны быть организованы таким образом, чтобы после их проведения и первичной обработки полевых материалов троплений сохранялась возможность

неоднократного извлечения знаний, – из массивов данных, формализованных и запротоколированных по определенному образцу.

Особенности «детальных троплений», отличающие эту разновидность исследовательской техники от троплений «традиционных» (Формозов, 1959), заключаются в следующем (Владимирова, Мозговой, 2010г).

Во-первых, детальные тропления представляют собой наблюдения, осуществляемые одновременно с причинно-следственным анализом поведенческой активности животных. Внимание исследователя направлено, главным образом, на информационные аспекты взаимодействий животных с внешней средой. Предметом исследования выступает приспособительное поведение животных, сопровождающееся получением и использованием ими сведений о состоянии среды обитания, а также генерацией новой приспособительной информации (Владимирова, 2009в, 2010з).

Во-вторых, особенностью детальных троплений является опосредованный характер изучения экологических феноменов. Различные стороны экологии, которые обычно исследуются в полевых условиях (трофические и топические характеристики местообитаний животных, состав кормовой базы, локализация индивидуальных участков, приспособления к среде, трансформированной антропогенным фактором, и др.), при детальных троплениях выявляются опосредованно, на основе анализа поведенческих реакций самих животных (Мозговой, 1980, 2005в Мозговой, Окунев, 1983; Фалин, 1986; Мозговой, 2005а; Владимирова, Мозговой, 2010б; Никольский, 2010).

Исследуя механизмы адаптации животных к среде обитания, принимаются во внимание объекты, при восприятии которых были произведены поведенческие реакции. Такой подход позволяет получать объективные данные, которые в дальнейшем могут быть применены для истолкования степени значимости различных элементов среды в жизни животных. «Основным фактором, ориентирующим внимание зоолога, становится деятельность животных: исследователь идет непосредственно вдоль следовой дорожки изучаемой особи, он не нуждается в корректировке собственного полевого маршрута в зависимости от поставленных задач. При этом результаты наблюдения «ориентируются» на предпочитаемые животными стации и отдельные объекты и события среды не в общих чертах, а в максимально конкретной форме» (Мозговой, 2004, с. 344).

Приверженность исследователя методу детальных троплений, – не самоцель. Научная работа, проведенная этим методом, выиграет, если ее дополнить традиционными экологическими методами. Так, к примеру, было сделано в работах по экологии млекопитающих-родентофагов, населяющих Среднее Поволжье (Мозговой, 1982; 2005а, 2005б; Владимирова, 2004а; 2010г; 2012м, 2013д, 2013е, 2013ж; Владимирова, Мозговой, 2007а, 2009в; Склюев, 2009а, 2009б, 2010; Склюев, Мозговой, 2009 и др.).

О том, что формализация метода зимних троплений необходима, зоологи говорили неоднократно (Новиков, 1953, 1957; Матюшкин, 1977б, 2000, 2005; Руковский, 1986 и др.). Так, Д. П. Мозговой и Г. С. Розенберг (1982, с. 31) пишут: «Умение «читать» следы без четко поставленной задачи и без выделения элементарных структур поведения дает мало для изучения поведения животных в природе. Необходима определенная концептуальная основа». Она должна базироваться на теоретических знаниях о принципах взаимодействия животных с окружающей средой и быть подчиненной исследовательским целям (Мейтус, 1970; Флейшман, 1978; Козлов, 1990; Беркович, 1993; Редько, 2007 и др.).

Детальные тропления предваряются ориентировочным перечнем элементарных феноменов, подлежащих учету при троплениях (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, 2012в; Владимирова, Морозов, 2014). Призыв «фиксировать все, что доступно вниманию исследователя», воодушевляет, но мало практичен. Увлекшись, даже опытный исследователь может упустить из виду (или забыть отметить, измерить, записать, сфотографировать) важные детали, характеризующие поведение животного и окружающую среду. Кроме того, существуют объективные ограничения восприятия и физических сил зоолога, работающего в полевых условиях, пределы возможностей записывающей техники (фотоаппарата и диктофона), ограничения зимней продолжительности светового дня и т. д. Унификация процесса троплений, а также составление формализованных каталогов показателей, учитываемых при троплениях, способствует оптимальному решению подобных проблем.

То, что зоологи называют «следовой дорожкой вытрапливаемой особи», представляет собой последовательность различных отпечатков статических и динамических поз животного, расположенную в биогеоценозе определенного типа, направленную в соответствии с векторами перемещений животного и локализованную между конкретными абиогенными и биогенными объектами среды обитания. Признаки следовой дорожки и окружающей среды могут быть унифицированы для удобства последующего анализа.

Актуально схематическое представление процесса поведения наблюдаемой особи в виде модели. В этом случае, важные показатели, характеризующие поведение животных и состояние окружающей среды, не будут упущены из виду, а будут учтены, – в качестве элементов модели. В большинстве работ по математическому моделированию содержатся справедливые призывы создавать простые модели. В данном случае речь идет о моделировании сложного явления (процесса адаптивного поведения животных), которое производится с широкой целью изучения экологии и поведения. Поэтому модельные обобщения, на которых базируется унифицированная и формализованная техника зимних троплений, должны быть не «простыми», а универсальными (1), адекватными реальности метода

троплений (2), обладающими потенциальной возможностью увеличения количества элементов, – как показателей, учитываемых в полевых условиях (3).

Такие показатели должны быть потенциально различимы при троплениях и значимы для решения экологических задач. При этом количественный учет различных сторон поведения становится возможным и появляется перспектива анализа стереотипов, проявляемых животными при тех или иных внешних условиях.

Так, академик В. Е. Соколов указывал, что «поведение высших позвоночных» «может служить показателем сиюминутных изменений окружающей среды», «…но, к сожалению, эта область биологии остается до сих пор чрезвычайно слабо изученной, и нам, в большинстве случаев, неизвестна норма поведения, вследствие чего мы не можем говорить и об отклонении от нормы» (Соколов, 2003, с. 306). Объективная «норма» поведения может быть отображена в однозначной форме с использованием каталога формализованных показателей поведенческой активности и состояния среды.

Созданию унифицированного набора показателей поведения препятствовали кризисные явления, имевшие место в сравнительной этологии (Панов, 2005). Отмечались трудности классификации категорий поведения и неопределенность этологической терминологии, существующая на тот момент (там же). С целью преодоления накопившихся проблем предлагалось использовать комплексный эколого-этологический подход, интегрирующий процесс поведения особи в общую картину динамики окружающей среды (Рожнов, 2005). Для подобного подхода характерно исследование механизмов устойчивости природных популяций и научное обоснование мониторинга (там же).

Действительно, междисциплинарный подход к работе позволяет не только осознать принципы построения аксиом и законов какой-либо научной дисциплины (Гиляров, 1998а, 1998б; Владимирова, Мозговой, 2006б и др.), но также обеспечивает «расширение возможностей накопления нового фактического материала и его совершенствования» (Рьюз, 1977, с. 98). В данной работе теоретические положения этологии дополнены знаниями, полученными различными учеными при аутэкологических, демэкологических и синэкологических исследованиях (Наумов, 1977в; Терновский, 1977; Панов, 1983б, 1984), а также информацией, накопленной в физиологии, зоопсихологии, зоосемиотике и теории эволюции (Uexkull, 1909, 1957, 2001; Пантелеев, 1981; Северцов, 1981; Пузаченко, 1983; Биологические …, 1984; Behavioral…, 1984, 1985; Системные…, 2000; Psychology …, 2009; Alcock, 2013 и др.).

Е. Н. Матюшкин (2000) указывал на некоторые недостатки метода зимних троплений, – в той форме, в которой он традиционно применяется натуралистами (Формозов, 1959). Отмечалась слабая проработанность данной исследовательской техники, которая «должна быть, но еще не стала»

«контролируемой и воспроизводимой» (Матюшкин, 2000, с. 413). Указывалось, что приемы сбора и анализа материалов троплений «не имеют серьезного методического обоснования», полученные данные характеризуются «разбросом результатов», а методика в целом – отсутствием формализации (там же). «Для верного прочтения следовых записей требуется своего рода переводной код, в основе которого – разбиение следовых дорожек на функционально неравнозначные отрезки и их систематизация» (Матюшкин, 2000, с. 415). Шаги в этом направлении были предприняты Д. П. Мозговым с соавторами (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2002в; Владимирова, Мозговой, 2004), но формализация методики завершена не была. На дистанции следов определенной протяженности было предложено подсчитывать следующие показатели: а) число элементарных двигательных реакций, проявленных вытрапливаемой особью; б) число знаковых объектов, воспринятых (и отреагированных) «ответной» реакцией; в) число классов знаковых объектов[21] (Мозговой, 2005а).

Реакции, исследуемые зоологом при троплениях, наблюдаемая особь продуцирует не случайно, а в соответствии с функциональной принадлежностью поведенческой активности[22] и поступающей извне информацией (Раевский, 1947; Баскин, 1976; Заболотских, Корытин, 1979; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Матюшкин, 2005; Vladimirova, 2011). В связи с этим встала задача обоснования, унификации и описания *формализма*, моделирующего данный процесс (Владимирова, 2010л, 2011д; 2011ж; 2012а, 2012в, 2012е, 2012к; Vladimirova, 2011). Были предложены модели информационного взаимодействия особи и среды ее обитания, позволяющие переводить материалы троплений в унифицированную форму, пригодную для дальнейшего анализа полученных массивов данных (Владимирова, 2012л; Владимирова, 2013б, 2013в; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014).

Для поведения животных – модельных видов данного исследования (обыкновенной лисицы, лесной куницы, горностая и ласки), не характерно так называемое «случайное блуждание» (Лабас, Крылов, 1983; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 2004 и др.). Лисица, куница, горностай и ласка, обитающие в Средней полосе России, обычно ведут ориентированный кормовой поиск по известным им маршрутам, или, как минимум, по маршрутам, неоднократно использованным предшественниками (Соболь …, 1973; Колонок, 1977; Соколов, Рожнов, 1978; Байдерин, 1983; Песец…, 1985; Корытин, 1986 и др.). «Экологическое пространство» животных этой систематической группы,

---

[21] Им соответствуют напряженность информационно-знакового поля (а), его анизотропность (б) и величина (в) (Мозговой, 2005а).

[22] По терминологии, унифицированной автором этой книги – «в соответствии с функциональной формой активности».

используя терминологию Ю. Г. Пузаченко (1983), тесно переплетено с пространством «информационным», т. е. пространством, структурированным предыдущими поколениями зверей (Наумов, 1977б). Следы их жизнедеятельности становятся фактором, организующим и «канализирующим» поведение поколений последующих (Наумов и др., 1981; Мозговой, 1980, 2005а; Никольский, 2013).

Есть смысл остановиться на этологических постулатах, положенных в основу тех модельных обобщений, на которых построены формализованные зимние тропления[23]. Взаимодействие причин адаптивной активности особи имеет многомерный системный характер и подчинено достижению полезного результата деятельности (Osgood et al., 1957; Анохин, 1996; Системные …, 2000; Судаков, 2002; Владимирова, Мозговой, 2006б и др.). Согласно кибернетической концепции (Винер, 1968), комплекс фактических причин, лежащих в основе той или иной двигательной реакции, в деталях не рассматривается. Внимание исследователя направлено на показатели, регистрируемые методом наблюдения в естественных биотопах (Владимирова, Морозов, 2014).

Принято считать, что животные действуют под влиянием собственного внутреннего состояния и окружающих условий (Tolman, 1932; Эшби, 1964; Костандов, 2004, с. 7; Шамис, 2010 и др.). Среди экзогенных детерминант поведения особенно важны «знаковые объекты», воспринятые особью (Morris, 1971). Они порождают генерацию тех или иных двигательных паттернов[24] (Watson, 1930; Хайнд, 1975) и связаны с текущей биологической потребностью (Hall, 1956; Симонов, 1970; Alcock, 2013 и др.). Поэтому их можно распознать по следам животных. Необходимым условием распознавания выступает знание видовых стереотипов поведения (Lorenz, 1955; Баскин, 1976; Erlinge, 1979; Powell, 1979; Pulliainen, Heikkinen, 1980; Sandel, 1986; Мозговой, Розенберг, 1992; Young, 1998; Матюшкин, 2005 и др.). Биологическая потребность, актуальная для особи в данный момент времени, обусловливает разновидность мотивации и ее интенсивность, избирательность внимания и относительное постоянство функциональной формы активности (Марютина, Ермолаев, 1977; Анохин, 1996; Системные…, 2000; Узнадзе, 2004; Костандов, 2006, Владимирова, Мозговой, 2006б; Сахаров, 2012 и др.). Мотивация – это «побуждение, вызывающее активность организма и определяющее ее направленность» (Краткий …, 1985, с. 190).

---

[23] В отличие от троплений следов, оставленных животными на влажном грунте, при зимних троплениях можно получать бо'льшие объемы логически связанного материала. Принципиальных же отличий техники зимних троплений от троплений по песку и влажному грунту– нет.

[24] «О том, что именно воспринимает животное, нам приходится судить по его поведению» (Хайнд, 1975, с. 496).

Теория функциональных систем деятельности организма (Анохин, 1996; Системные…, 2000; Судаков, 2002) предполагает активный характер психики особи, адаптация которой сопровождается избирательным взаимодействием со средой обитания, уточняется прошлым опытом, корректируется насущными потребностями организма, зависит от возможности двигательного реагирования на полученную информацию, реализуется в виде динамических стереотипов. Объединение предшествующей информации с текущими данными обеспечивается, главным образом, памятью (Павлов, 1951), причем отсев ненужной информации зависит от целого ряда факторов. Сюда относятся: 1) центральные и периферические процессы фильтрации информации (онтогенетический опыт, актуальная мотивация, физиологическая подстройка рецепторов); 2) свойства носителей воспринимаемой информации (уровень гетерогенности среды, характеристики перцептивных гештальтов); 3) особенности взаимодействия получателя информации и внешней среды (возможность или невозможность поведенческой активности, структура феноменального поля, установка) (Wertheimer, 1923; Lewin, 1943; Osgood et al., 1957; Бернштейн, 1966; Хайнд, 1975; Тамар, 1976; Анохин, 1978; Дьюсбери, 1981; Марр, 1987; Мозговой, 1990; Фабри, 1993; Брунер, 1999; Зорина и др., 2002; Владимирова, Мозговой, 2004; Узнадзе, 2004; Нуркова, 2006; Костандов, 2006; Гусев, 2007 и др.).

Повышению качества переработки информации сложными системами способствует активизация целевой функции и оптимизация подмножества входных воздействий (Месарович и др., 1973; Месарович, Такахара, 1978). В отношении млекопитающих это сопровождается повышением уровня мотивации поведения и усилением избирательности средовых взаимодействий (Владимирова, Мозговой, 2006б), а также оптимизацией общих задач выживания (Владимирова, 2013б). Увеличению объема поступающей информации и скорости ее переработки способствуют следующие феномены: 1) фактор новизны (Крапивный, Дедиченко, 1989; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 2004); 2) физиологическая активация центральной нервной системы (Данилова, 1992; Анохин, Судаков, 1993 и др.); 3) формирование интегративного образа (установки) (Узнадзе, 2004; Костандов, 2006); 4) осуществление особью ориентировочного и исследовательского поведения (Корытин, 1970; Баскин, 1976; Слоним, 1976; Гапонов, Простаков, 1998); 5) низкий или средний уровень неопределенности и стрессогенности среды (Симонов, 1981; Судаков, 1982 и др.).

Содержательная характеристика формализма, предложенного в качестве инструмента, организующего ход троплений, включает ряд понятий из областей этологии и теории математического моделирования (Владимирова, Морозов, 2014). Сюда относятся: а) *дискретная поведенческая реакция* (Lorenz, 1955; Крушинский, 1960; Мозговой, Розенберг, 1992); б) *функциональная*

принадлежность поведения (Баскин, 1976; Корытин, 1979; Розенблют и др., 1983; Vladimirova, Mozgovoy, 2003; Vladimirova, 2011); в) *иерархическая структура поведения* (Крушинский, 1960; Баскин, 1976; Владимирова, 2010л); г) *умвельт*, или множество знаковых объектов, характерное для вида или особи (Uexkull, 1909, 1957, 2001; Кашкаров, 1928; Endres, 1989; Kull, 1998a); д) система организменного уровня, функционирующая подобно *конечному автомату* (Oettinger, 1959; Гаазе-Рапопорт, 1961; Эшби, 1964; Цетлин, 1969; Sakarovitch, 2009; D'Souza, Shankar, 2012).

С помощью понятия «знаковый объект» (Morris, 1971; Моррис, 2001а, 2001б; Владимирова, 2002в; Vladimirova, 2009) учитываются многочисленные обстоятельства информационного взаимодействия особи и среды, представляющие собой «черный ящик» моделируемой системы (такие, как новизна и фильтрация информации, свойства информационных носителей, активация нервной системы и др.). Объекты, составляющие «умвельт» (Uexkull, 1909, 1957, 2001) особи какого-либо вида животных, определяются «априорными и апостериорными гештальтами» (в переводе с немецкого, – «образами» или «фигурами»), (Koffka, 1935; Мельников, 1978, с. 161), а также памятью о предыдущих целесообразных взаимодействиях особи с внешним миром, т. е., накопленным жизненным опытом (Бехтерев, 1926; Павлов, 1951; Крушинский, 1974; Розенблют и др., 1983).

Знаковым будем считать объект внешней среды, отобранный мотивационно обусловленной функцией восприятия из множества других объектов и поддерживающий целенаправленность поведения (Vladimirova, 2009). Так, для самца лесной куницы, мотивированного голодом, следы (а также запах или звук) полевки выступят знаковым объектом, ассоциированным с полевкой, и побудят начать пищевой поиск. В период ложного гона высокая мотивация самца к установлению контактов с самками своего вида может послужить причиной игнорирования следов полевки, с одновременным вниманием к следам самки, которые в данном случае будут знаковым объектом, побуждающим начать перемещение, ориентированное следами самки (Владимирова, Морозов, 2014).

Активация опознаваемых единиц внешней среды, обусловленная мотивацией особи, представляет собой первую стадию опознания знакового объекта по его критическим признакам (Koffka, 1935; Tinbergen, 1955; Мельников, 1978 и др.). Остальные стадии – это приписывание объекту значения (Osgood et al., 1957), интерпретация происходящего, оценка рассогласованности запроса и реальности, двигательный ответ и подготовка новой реакции (Hall, 1956; Анохин, 1968, 1996, Швырков, 1978; Системные…, 2000 и др.).

Совмещать тропления наследов и прямые наблюдения, изучая сигнальное поле копытных, предлагает, к примеру, В. А. Зайцев (2000). Н. П. Наумов с

соавторами также предлагает сопрягать изучение активности зверей, к примеру, маркировочной, с прямым наблюдением за их поведением (Наумов и др., 1981). «Дешифровка» закодированной в снежных наследах лисицы этологической информации становится возможной благодаря применению метода сопряженных визуальных наблюдений за поведением зверей и троплений их следов», – убеждены экологи, «вытропившие» более 470 *км* лисьих наследов в зимний период (Гайдарь и др., 1983). Действительно, в результате предварительных наблюдений за животными исследователь может получить знания о врожденных и приобретаемых в ходе онтогенеза поведенческих паттернах изучаемого вида, научиться идентифицировать видовые стереотипы поведения, а также его возрастные, половые и индивидуальные вариации. Работа по методике детальных троплений не является исключением из этого принципа.

2.2. Структура поведения млекопитающих в естественной среде обитания

Элементы и модельные обощения процесса поведения, учитываемые при троплениях. Унитарная реакция. Элементарная реакция. Ситуативная единица поведения. Функциональная форма активности. Суточная активность. Классификация объектов среды обитания

На уровне наблюдаемых феноменов, поведение млекопитающих, приспосабливающихся к окружающей среде в естественных условиях, может рассматриваться в виде цепочки двигательных реакций[25] (Формозов, 1959; Мозговой, 1980, 2005а; Liebenberg, 1990; Мозговой, Розенберг, 1992; McDougall, 1997; Мозговой и др., 1998 Brown, 1999; Elbroch, 2003; Murie, Elbroch, 2005 и др.). Отдельные, развернутые в пространстве отпечатки реакций, оставленные на снегу или грунте, позволяют находить соответствие непрерывному во времени процессу поведенческой активности в его дискретном пространственном эквиваленте (Робертс, 1986; Козлов, 1990; Перепелица, Тебуева, 2007).

Реакции порождаются адаптирующейся особью в ответ на восприятие объектов и событий внешней среды (Watson, 1930; Павлов, 1951; Kimble, 1994; Будко, Назарцева, 2012 и др.). Комплексное восприятие окружающей среды на дискретном перцептивном уровне ограничено у млекопитающих восприятием не более 5 – 7 объектов (Напалков, 1986; Hummell, Biederman, 1992; Гусев, 2007 и др.). При этом побуждение (Хайнд, 1975, с. 209) и предвосхищение (предвкушение) (Hebb, 1949), характерные для поведения, направленного на цель (Herrick, 1925; Хайнд, 1975, с. 215; Розенблют и др., 1983), останавливают

ступенчатый перенос внимания особи на дискретном знаковом объекте (Warren, 1925; Lewin, 1943; Бонгард и др., 1975; Morse, 1980; Напалков, 1986; Hummell, Biederman, 1992; Uexkull, 2001; Судаков, 2002; Cordeschi, 2002; Гусев, 2007; Владимирова, Морозов, 2014). Иными словами, животные «выделяют из множества раздражителей внешнего мира те, которые связываются с последующей жизненно важной деятельностью» (Системные…, 2000, с. 565).

По модальности, восприятие животным внешних объектов может быть ольфакторным, зрительным, слуховым, тактильным; в естественных условиях, как правило, имеет место комплексное действие анализаторов (Напалков, Целкова, 1974; Вартанян, 1981 и др.). Конкретные характеристики воспринятых объектов и произведенных реакций зависят от условий, при которых реализуется поведение, включая влияние ранее проявленных реакций, а точнее – их адаптивных результатов, на дальнейший процесс развертывания поведения (Bode, 1914; Анохин, 1996; Судаков, 2002; Нуркова, 2006; Мозговой, 1980, 2005а; Системные …, 2000).

Таким образом, на уровне исследования причин и следствий наблюдаемого поведения, на данный момент известно, что особь не пассивно претерпевает внешнее воздействие, генерируя вынужденные реакции, а активно отбирает из окружающей среды объекты для ориентации или последующего двигательного взаимодействия, ради достижения полезного (адаптивного) результата своей активности (Thorndike, 1898; Торндайк, 1926; Напалков, Целкова, 1974; Hummell, Biederman, 1992; Системные …, 2000; Костандов, 2006 и др.). Кроме того, «окружающие влияния всегда преломляются через наследственные возможности организма», «они актуализируют какую-то их часть, формируют ее и тем самым создают возможность последующим воздействиям актуализировать одни и затормозить другие потенциальности организма» (Анцыферова, 1974, с. 53; Connolly, 1966; Эрман, Парсонс, 1984 и др.). «Инициативная роль в формировании целенаправленного поведения принадлежит исходным потребностям и доминирующим мотивациям, мобилизующим генетически детерминированные или индивидуально приобретенные программы поведения на достижение полезного приспособительного результата». «Поведение живых существ определяется внутренними потребностями, генетическим и индивидуально накопленным опытом, действием обстановочных раздражителей» (Системные …, 2000, с. 556). Тем не менее, биолог, работая в рамках этологической методологии и желая при этом оставаться объективным исследователем, учитывает выше изложенное множество причин и условий поведения исключительно по

---

[25] Животные также проявляют экскреторные реакции. Для удобства формализации, они учитываются по их двигательным эквивалентам.

поведенческим реакциям, проявленным животным (Баскин, 1976; Фабри, 1978; Burkhardt, 1990; Alcock, 2013 и др.).

Событие, произошедшее в определенный момент времени, и позже реконструируемое зоологом по рисунку следовой дорожки, на языке формальных обозначений может быть описано следующей формулой:

$$u_j = f(x_q|\kappa_\alpha), (1)$$

где u_j – разновидность поведенческой реакции, проявленной вытрапливаемой особью, x_q – разновидность (класс) объекта внешней среды, воспринятого особью, κ_α – условия, при которых реализуется поведение. Сокращение q образовано от английского слова «quality» – качество; сокращение к – от греческого «κατάσταση» (katástasī) – условия; индекс j, указывающий на разновидность реакции u_j, предполагает, в соответствии с математической традицией, что предыдущая реакция именуется u_i. (Динамика поведения ($u_i \rightarrow u_j$) может быть описана в форме вероятностной матрицы (Владимирова, Морозов, 2014).

Под условиями, при которых реализуется поведение, имеются в виду внутренние и внешние причины поведения, иначе называемые «эндогенными и экзогенными детерминантами поведения» (Tolman, 1932) или «промежуточными переменными» (Hall, 1956; Osgood et al., 1957; Hall, Schaller, 1964; Толмен, 1977 и др.). К условиям реализации поведения также относятся состояния, в которых находится особь (Мейтус, 1970; Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

В целом, идея о влиянии объектов на реакции, опосредованном различными условиями (Tolman, 1925), не противоречит современным представлениям об «устройстве» поведения животных (Kimble, 1994; Allen, Bekoff, 1997; Системные …, 2000; Griffin, 2001; Костандов, 2004; Alcock, 2013 и др.). При этом, физиологам (Крушинский, 1960, 1993; Напалков, Целкова, 1974; Швырков, 1978; Костандов, 2004; Александров и др., 2007), экологам (Корытин, Азбукина, 1975; Соколов, Кузнецов, 1978; Шилов, 1982; Наумов и др., 1981; Горшков, 1982; Гайдарь и др., 1983; Панов, 1983; Behavioral…, 1984, 1985; Матюшкин, 2005), зоопсихологам (Downer, 1988; Stadler, Franch, 1998; Uexkull, 2001) и генетикам (Беляев, Трут, 1964; Эрман, Парсонс, 1984 и др.) следует всесторонне изучить эти условия в их взаимосвязи (Watson, MacDougall, 1929; Alcock, 2013).

Важно, что функция f – вероятностная (Guthrie, 1935; Сапунов, 1983; Костандов, 2004; McCarthy, 2007; Bartumeus, 2009; Владимирова, Морозов, 2014), то есть жесткой детерминации разновидности реакции классом средового объекта – не наблюдается (Мозговой, Розенберг, 1992; Hickman et al., 2001; Becker, Golden, Gardner, 2004 и др.). Детерминация поведенческого ответа нарастает по мере удаления физиологического состояния особи от равновесия,

т. е. при обострении ее биологических потребностей (Ashby, 1956; Владимирова, Мозговой, 2006б; Шамис, 2010 и др.). Считается, что видовая принадлежность особи детерминирует выбор того или иного класса объекта в большей мере, чем выбор той или иной разновидности реакции, которая будет проявлена в ответ на его восприятие (Lumsden, Wilson, 1983, цит. по: Дубинин, Кукаркин, 1986).

Для уточнения модельного обобщения, выраженного формулой (1), необходимо составить каталоги классов объектов и разновидностей реакций, типичных для данного вида животных (Lorenz, 1953; Uexkull, 2001), определить формальные принципы учета движения времени (Левич, 1986; Перепелица, Тебуева, 2007 и др.), а также исследовать функцию f, реализующую генерацию той или иной разновидности реакции u_j, при восприятии особью объекта того или иного класса x_q, под влиянием определенных условий κ_α (Амосов, 1965; Антономов, 1977; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 2004 и др.).

По свежим следам, оставленным вытрапливаемой особью, обычно имеется возможность различить признаки поведенческих реакций, по которым их можно отнести к определенной разновидности u_j. Кроме того, в ходе троплений, при относительной свежести следовой дорожки и постоянстве окружающей среды, у исследователя имеется возможность распознать внешние объекты, на которые реагировала особь (Мозговой, Розенберг, 1982; Матюшкин, 2005 и др.).

Эндогенные детерминанты поведения, или, другими словами, внутренние состояния, при которых реализуется поведение (видовая принадлежность особи, ее пол, возраст, физиологическое состояние, актуальная биологическая потребность, врожденные и сформированные в онтогенезе рефлексы, эмоции, спокойствие или тревога, мотивация и иные психические детерминанты поведения), теоретически могут быть выявлены в ходе наблюдения за поведением данной особи, поскольку млекопитающие проявляют активность в соответствии со своими внутренними состояниями (Павлов, 1951; Сеченов, 1952; Hall, 1956; Симонов, 1970; Бериташвили, 1974; Ломов, 1981; Фабри, 1993; Костандов, 2004 и др.). «Важнейшая сторона целостного поведения животного или человека – его активность, объясняющая целеполагающий, целенаправленный характер поведенческих актов в вероятностно организованной среде» (А. С. Батуев, 1993, цит. по: Костандов, 2004, с. 7).

В эколого-этологических исследованиях, где традиционно не используются приборы, фиксирующие какие-либо физиологические или биохимические показатели, о *внутренних состояниях* живого организма судят по его поведенческой активности, в частности, по проявленным им поведенческим реакциям (Lorenz, 1950; Bindra, 1961; Baerends, 1976; Immelmann, 1980; Behavioral…, 1984, 1985; Armstrong, 1991; Фабри, 1993 и др.).

Например, лесная куница, обнаружив свежие следы лисиц несколько раз за короткое время, переходит из устойчивого эмоционального состояния в состояние тревоги. Исследователь может судить об этом по поведенческим реакциям, генерированным куницей: оборонительной реакции с верхней ориентировкой, заходу на комель дерева, перемещению по деревьям (Мозговой, 2005а). Влияние внешних условий (таких, к примеру, как время года, погода, состояние популяций, проявившееся в виде плотности следов жизнедеятельности гетероспецификов и конспецификов) также доступно анализу.

Есть смысл рассмотреть процесс, выраженный формулой (1), в динамике. С точки зрения кибернетики, живой организм как автомат, преобразующий внешнюю информацию (Эшби, 1964; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 1961, 1970, 2004; Цетлин, 1969 и др.), по приему входного стимула может реализовать переход от одного внутреннего состояния к другому, с генерацией выходной реакции, – следующей за переходом к новому состоянию или формируемой одновременно с переходом (Кудрявцев и др., 1985, 2009; Бурдонов и др., 2003; Твердохлебов, 2003; Chakraborty et al., 2011и др.). В данной работе внутренним состояниям *конечного автомата*[26] поставлены в соответствие *унитарные реакции* особи (Владимирова, 2010л, 2012в; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014) – поведенческие реакции небольшой временной протяженности, состоящие из нескольких элементарных реакций (иногда одной), и выполняющие какую-либо определенную приспособительную функцию, например, перемещение в пространстве, поиск грызунов, ориентировка, маркировка, избегание опасности (табл. 4; фотографии 13 – 19).

Унитарные реакции, которым в модели адаптивного поведения (Владимирова, Морозов, 2014) соответствуют внутренние состояния автомата, здесь и далее в общем виде обозначены u_i. Особь, упрощенно рассматриваемая как дискретный преобразователь внешней информации, находится в некотором состоянии, т. е., особь делает нечто, адаптируется к окружающей среде с помощью унитарной двигательной реакции. Об этом состоянии особи можно судить по проявленной ею унитарной реакции u_i. Затем, после восприятия внешнего объекта определенного класса x_q, особь переходит в следующее состояние, проявляя унитарную реакцию u_j. Автомат (как модель особи), по восприятию внешнего объекта определенного класса (т. е. «входа»), генерирует «выход», состоящий из элементарных реакций, соответствующих унитарной реакции u_j. Входному символу автомата соответствует воспринятый и отреагированный особью объект внешней среды определенного класса x_q. Выходная унитарная реакция u_j, так же, как и унитарная реакция,

---

[26] Разъяснения понятий, приведенных в тексте курсивом, дано в «Глоссарии».

представляющая собой предыдущее состояние автомата u_i, состоит из нескольких более мелких элементов (иногда – из одного такого элемента) – элементарных двигательных реакций, последовательность которых, наблюдаемая в следовой дорожке особи, принимает вид $y_{j1}, y_{j2}, \ldots, y_{jr}$ (табл. 4).

Эквиваленты рассматриваемых здесь элементарных реакций млекопитающих и их последовательностей иногда называются «двигательными паттернами» (Lorenz, 1955; Хайнд, 1975, Баскин, 1976; Erlinge, 1979; Powell, 1979; Pulliainen, Heikkinen, 1980; Sandel, 1986; Young, 1998 и др.), «элементарными поведенческими актами» (Bekger, 1981), «системными квантами поведения» (Системные…, 2000). Устойчивые последовательности последних, реализующиеся в однотипных условиях, получили название «динамического стереотипа» (Павлов, 1951; Системные …, 2000; Судаков, 2002).

Таблица 4

Унитарные реакции лесной куницы и составляющие их элементарные двигательные реакции (из: Владимирова, Морозов, 2014) *

Унитарные реакции (U), т. е. реакции вида u_i или u_j	Элементарные двигательные реакции (Y), т. е. реакции вида $y_{iv} \in \{y_{i1}, y_{i2}, y_{i3}, \ldots, y_{ir}\}$ или вида $y_{jv} \in \{y_{j1}, y_{j2}, y_{j3}, \ldots, y_{jr}\}$.
1. Локомоция (ход) по грунту: а) двухчеткой; б) шагом; в) галопом	1.1. Вектор перемещения 1.2. Поворот 1.3. Перемена ведущей пары лап 1.4. Остановка по ходу локомоции 1.5. Переступание на месте
2. Перемена аллюра: а) на шаг; б) на галоп; в) на двухчетку	2.1. Перемена аллюра
3. Начатая, но не завершенная попытка передвижения по грунту	3.1. Вектор перемещения 3.2. Возврат в первоначальное положение
4. Заход на основание ствола дерева	4.1. Прыжок на комель дерева 4.2. Возвращение с комля на грунт
5. Заход: а) на валежину; б) пень; в) завалы растительного мусора; г) верхние ветки плотно растущего кустарника; д) выверт корней	5.1. Верхняя ориентация и заход на объект 5.2. Переступание на одном месте 5.3. Передвижение по объекту 5.4. Поворот 5.5. Возвращение на грунт 5.6. Обтирание об объект
6. Заход на: а) возвышение рельефа; б) муравьиную кучу; в) муравейник; г) наледь, снежный бугорок	6.1. – 6.6. – аналогично п. 5.
7. Заход на: а) сваленный в кучу вывернутый грунт; б) опору ЛЭП; в) доски, мусор антропогенного происхождения, штабель дров	7.1. – 7.6. – аналогично п. 5.

8. Перемещение по деревьям	8.1. Заход в крону дерева 8.2. Ход по стволам и веткам, переход с одного дерева на другое 8.3. Прыжок с дерева на грунт 8.4. Затаивание в кроне
9. Отдых по ходу локомоции	9.1. Опускание на четыре лапы 9.2. Переход в положение сидя 9.3. Остановка возле ствола дерева
10. Смена зоны активности с грунта на деревья (на длительный период)	10.1. Перемена зоны, с грунта – на деревья 10.2. Локомоция в кронах деревьев 10.3. Перемена зоны с деревьев – на грунт
11. Ход по своему следу	11.1. Вектор хода по своему следу 11.2. Сход со своего следа 11.3. Ориентировка на свой след 11.4. Возвращение на свой след 11.5. Подражательная реакция на свой след
12. Перемещение по следам особей своего вида (лесных куниц)	12.1. – 12. 5. – аналогично п. 11.
13. Перемещение по следам гомоспецифика противоположного пола в период ложного гона	13.1. – 13. 5. – аналогично п. 11.
14. Перемещение по следам: а) лисицы; б) енотовидной собаки; в) горностая; г) норки; д) выдры; е) барсука; ж) хоря; з) ласки; и) лося; к) косули; л) кабана	14.1. – 14.5. – аналогично п. 11.
15. Перемещение по следам: а) мышевидных грызунов; б) зайцев; в) белки; г) ондатры; д) врановых птиц	15.1. – 15.5. – аналогично п. 11.
16. Перемещение по следам, человека, собаки, кошки	16.1. – 16.5. – аналогично п. 11.
17. Локомоция вдоль направляющей линии: а) лыжни; б) дороги; в) следа снегохода; г) тропинки; д) забора; е) рядка лесополосы; ж) протяженных зарослей	17.1. – 17.4. – аналогично п. 11.
18. Ориентировочная реакция по ходу локомоции или на возвышении	18.1. Шаг на одну лапу в сторону от основного направления перемещения 18.2. Поворот
19. Исследовательская реакция: а) на объект естественного происхождения; б) на объект антропогенного происхождения	19.1. Подход к объекту 19.2. Исследование (обнюхивание) 19.3. Переступание на месте 19.4. Отход от объекта 19.5. Ориентировка на объект 19.6. Вторичный подход к объекту
20. Оборонительная реакция с верхней ориентировкой	20.1. Остановка возле дерева 20.2. Верхняя ориентировка с одновременной

	мобилизацией мускулатуры 20.3. Обтирание туловища о ствол дерева
21. Пассивно-оборонительная реакция	21.1. Остановка 21.2. Мобилизация мускулатуры с прижиманием туловища к грунту (затаивание)
22. Уход от опасности	22.1. Вектор перемещения двухчеткой 22.2. Вектор перемещения галопом 22.3. Резкий поворот и последующим перемещением в противоположную сторону
23. Поисково-пищевая реакция	23.1. Остановка 23.2. Обнюхивание объекта
24. Покопка в поиске мышевидных	24.1. Раскапывание снега (и грунта)
25. Поимка грызуна	25.1. Остановка, настораживание 25.2. Прыжок (или раскапывание снега) 25.3. Поимка
26. Поедание корма: а) добытого; б) найденного на грунте; в) растительного	26.1. Поедание корма 26.2. Переступание на месте
27. Выкапывание запасов из толщи снега или из грунта	27.1. Покопка 27.2. Поворот
28. Перемещение с добытым грызуном или птицей	28.1. Вектор локомоции 28.2. Остановка
29. Закапывание корма	29.1. Остановка 29.2. Закапывание 29.3. Уплотнение поверхности лапами
30. Охотничья реакция на птиц	30.1. Остановка, настораживание 30.2. Прыжок 30.3. Поимка 30.4. Пробежка после неудачной попытки
31. Задиры коры (поиск личинок жуков-ксилофагов)	31.1. Подход к объекту – пню, валежине 31.2. Отслоение коры когтями 31.2. Переступание на месте
32. Комфортная реакция (самоочищение)	32.1. Опускание на лапы 32.2. Очищение
33. Экскреция: а) мочи; б) помета	33.1. Остановка 33.2. Экскреция на грунте 33.3. Экскреция на дереве
34. Маркировка экскрементами определенного объекта	34.1. Подход, ориентация туловища 34.2. Уринация в виде мочевой точки 34.3. Разбрызгивание мочи 34.4. Дефекация
35. Маркировочная реакция туловищем	35.1. Волочение брюха или задней части туловища по грунту, снегу, торчащей из-под снега ветке, палке
36. Перемаркировка метки другой особи или своей, оставленной раньше	36.1. Подход к объекту 36.2. Испражнение на метку (уринация)
37. Тергоровая реакция: а) на грунте;	37.1. Поворот на спину

б) на следах	37.2. Валяние на спине
38. Локомоция под снегом	38.1. Заход под снег 38.2. Перемещение в толще снега 38.3. Выход из толщи снега
39. Заход в: а) дупло дерева; б) дупло валежины; в) укрытие из веток или растительного мусора среди кустарника; г) нору в грунте; д) гайно белки; е) гнездо врановых	39.1. Заход в дупло дерева и т. д. 39.2. Нахождение в дупле дерева ... 39.3. Выход из дупла дерева ... 39.4. Выбрасывание мусора, углубление

* Таблица составлена по материалам детальных троплений 73 км следов лесных куниц, обитавших в 1993 – 2014 гг. в пойменных биотопах Самарской области

При троплениях распознаются особенности поведенческого контекста, унифицированные как «*функциональные формы поведенческой активности*» (Владимирова, 2012г; Vladimirova, 2011). При различных функциональных формах активности, особь млекопитающих, имеющая в онтогенезе успешный опыт средовых взаимодействий, мысленно формирует ожидания (антиципации, предвкушения) встреч разных классов объектов из видового умвельта, демонстрируя ту или иную степень избирательности средовых взаимодействий (Malrieu, 1952; Hebb, 1960; Судаков, 1973, 2002; Хайнд, 1975; Владимирова, Мозговой, 2006б; Владимирова, Морозов, 2014 и др.). Особь готовится к последующим взаимодействиям с объектами тех классов, которые способны удовлетворить ее текущие *биологические потребности*, достичь «полезного результата» с помощью «опережающего отражения действительности» (Анохин, 1968, 1978а, 1978б, 1996; Системные …, 2000) и обеспечить низкий уровень риска средовых взаимодействий (Флейшман, 1978; Владимирова, 2013б; Владимирова, Савинов, 2013).

Также при троплениях распознаются отличительные особенности элементарных двигательных реакций, складывающихся в унитарные реакции и составляющих непрерывную цепочку, выраженную в отпечатках следов (Владимирова, 2010л). При этом определяются и конкретные объекты внешней среды, восприятие которых особью повлекло, по мнению исследователя, генерацию тех или иных *поведенческих реакций* (Владимирова, 2012е). Чаще всего объект окружающей среды, воспринятый и «отреагированные» особью, распознается по пространственной ассоциации поведенческих реакций животного (или одной поведенческой реакции) с этим объектом (Мозговой, 2005а). Конкретный воспринятый особью объект внешней среды относится исследователем к определенному классу объектов, перечень которых (и частота встречаемости вдоль тропы) формально характеризует данное местообитание

(Владимирова, 2004а, 2010м, 2012в; Владимирова, Мозговой, 2007а, 2010б; Владимирова, Морозов, 2014).

Поскольку на любой значимый сигнал животное реагирует движением (Фабри, 1993), в выделении «элементарных двигательных актов» «принципиальных трудностей нет» (Мозговой, Розенберг, 1992). При анализе поведенческой активности желательно учитывать происхождение и развитие ситуации, наблюдаемой по следам, а также адаптивный смысл происходящего. Зоологу хорошо иметь хотя бы общее представление о давности формирования у животного доминирующей мотивации в составе суточной активности и о предполагаемой степени ее неудовлетворенности (Эшби, 1964; Уильямсон, 1979; Меннинг, 1982, с. 146 – 154; Владимирова, Мозговой, 2006б; Шамис, 2010 и др.). Таким образом, адаптивная активность особи развертывается в естественной среде обитания тем или иным образом не «потому, что …», а «для того, чтобы …» (Системные …, 2000).

Об унитарных и элементарных реакциях, генерированных животным, свидетельствуют следы, состоящие из цепочки отпечатков его телесных поз. След, оставленный животным в результате генерации одной элементарной реакции, состоит из одного отпечатка позы этого животного. След, оставленный в результате генерации одной унитарной реакции, может состоять из нескольких (или одного) отпечатков поз, причем каждый из отпечатков поз соответствует одной элементарной двигательной реакции.

Студенты-зоологи, которых обучали распознавать элементарные и унитарные реакции животных по их следам, иногда начинали вместо подсчета следов элементарных реакций считать следы отдельных ямок, оставленных лапками животного, поведение которого реконструировалось. Один отпечаток позы вытрапливаемой особи представляет собой след всего животного, находившегося в движении или принимавшего какую-нибудь статическую позу. Отпечаток позы, различимый при зимних троплениях, возникает от контакта тела животного с заснеженным грунтом, из-за воздействия силы тяжести. Один отпечаток позы – это не то же самое, что один следок, оставленный какой-нибудь лапкой (или другой частью тела животного), входящий в состав отпечатка позы. Один отпечаток позы, например, может быть представлен пятью ямками, образованными всеми четырьмя опорными лапками и туловищем. В другом случае, один отпечаток позы может быть представлен двумя ямками, причем одна ямка образовалась от левой пары лапок, а вторая – от правой. Это бывает при быстром передвижении куньих двухчеткой, когда следы, оставленные передней парой лапок, затираются следами, оставленными задней парой лапок, а туловище при таком аллюре остается в воздухе, с грунтом не контактирует и ямку, в составе этого отпечатка, – не образует.

Функциональные формы активности (или просто – формы активности g_a), характерные для лесных куниц в снежное время года, известны (Соколов, Рожнов, 1979; Vladimirova, 2011 и др.). Их семь: 1) кормопоисковая активность (g_1); 2) переход к другому кормовому участку (g_2); 3) ход к месту дневного отдыха (включая отдых в лежке) (g_3); 4) выход с лежки; 5) обход участка; 6) переход самца к месту обитания самки (и наоборот); 7) миграция (фото 21 – 28). Так, для «кормового поиска» как одной из функциональных форм активности, характерно чередование цепочек поисково-пищевых реакций с перемещениями от одной стации обитания мышевидных грызунов к другой (Соколов, Рожнов, 1979; Vladimirova, 2011). Обозначение g_a, используемое для обобщенного именования элементов множества функциональных форм активности лесной куницы $G = \{g_1, g_2, \ldots, g_7\}$, образовано от английских слов «цель» (*goal*) и «предвкушение» (*anticipation*).

Особенности «перехода к другому кормовому участку» определяются удобством и снижением степени риска при передвижения, поскольку связаны с опасностью открытых биотопов. «Обход участка» характеризуется более длинными, чем при жировке, векторами локомоции, частой переменой формы аллюра, включая смену ведущей пары лап, большим количеством маркировочных реакций. При «выходе с лежки» лесная куница (что особенно свойственно самкам) сначала идет в кронах, неоднократно спускаясь с деревьев на грунт, затем переходит к кормовому поиску. Заходя на лежку, куница «петляет», идет по своему следу в прямом и обратном направлении, «ныряет» в снег, перемещается в убежище в толще снега. Уходя от опасности, куница галопирует по заснеженному грунту, при первой возможности использует «верховой ход», перемещаясь в кронах деревьев (Vladimirova, 2011).

Определение функциональной формы активности предшествует учету более мелких единиц поведения. По ходу восприятия какого-либо объекта внешней среды животное генерирует одну или несколько унитарных реакций, приспособительное значение которых соответствует функциональным возможностям класса воспринятого объекта. Для удобства формализации, класс объекта выражается вербальным понятием: «дерево», «куст», «следы полевок», «валежина», «снежный бугорок», «следы куницы» и т. д. (Владимирова, Мозговой, 2007а; Владимирова, Морозов, 2014 и др.). Классы знаковых объектов, соотносящиеся с актуальными биологическими потребностями особи, по своей функции могут быть пищевыми, ориентировочными, коммуникативными, способствующими безопасному передвижению, обеспечивающими защиту особи на дневной лежке и т. д. (Владимирова, Мозговой, 2006а).

Новые и необычные объекты, обнаруженные в относительно безопасной ситуации, а также следы жизнедеятельности других особей, вызывают у

хищных млекопитающих повышенный интерес (особенно, если это следы пищевого поведения). Маршрут особи, в момент обнаружения объектов такого рода, отклоняется в сторону от первоначального направления. Это позволяет определить дальность комплексного действия анализаторов. Вернувшись через некоторое время на данную территорию, по следам на снегу можно увидеть, как животные, пришедшие в этот биотоп позднее вытрапливаемой особи, реагировали на признаки ее присутствия. Своей жизнедеятельностью особь внесла изменения в среду обитания, свидетельствующие о характере ее приспособительной активности. Эти особенности зоолог может заметить в ходе полевых наблюдений, придать им количественное выражение и использовать для решения разнообразных экологических задач (Мозговой, 1980, 1983б, 2005б; Фалин, 1986; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2010в, 2010л, 2011д, 2011ж, 2012а, 2012в, 2012е, 2012л, 2013а, 2013б, 2013в, 2013г, 2013д; Склюев, Владимирова, 2009; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014).

О восприятии значимой информации можно судить по ответной двигательной реакции животного (Watson, 1930; Miller, 1951; Morris, 1964, 1971; Фабри, 1976; Уотсон, 1980; Моррис, 1983а, 1983б; Крапивный, Дидиченко, 1989; Мозговой, Розенберг, 1992; Гаазе-Рапопорт, Поспелов, 2004), хотя в поведении особи сохраняется и «некоторая самопроизвольность, спонтанность движения» (Толмен, 1980). Ее проявления предлагается называть «имманентными поведенческими реакциями». В письме автору данного текста этот термин предложил использовать ведущий научный сотрудник ИЭРиЖ УрО РАН (г. Екатеринбург) д. б. н. В. Г. Монахов, – для обозначения активности, вызванной внутренними причинами. Спонтанные реакции вызываются «внутренними побуждениями» или имеют нейрофизиологические причины, связанные с «регулярными циклами разрядов нейронов» (Меннинг, 1982, с. 134 –136; Марютина, Ермолаев, 1997; Александров и др., 2007 и др.).

Общий алгоритм классификации объектов среды обитания, для определения объектов, воспринятых особью, следующий. Все объекты среды обитания, распознанные биологом во время сбора полевого материала как объекты, включенные в умвельт изучаемого вида (Кашкаров, 1928; Uexkull, 2001), могут быть подразделены на группы: 1) объекты, пространственно ассоциированные с двигательной реакцией особи, проявленной при их восприятии и 2) объекты, проигнорированные особью, поведение которой наблюдается по следам. Первая группа, в свою очередь, может быть подразделена на подгруппы: 1а) объекты, привлекающие особь; 1б) объекты, намеренно избегаемые особью. Основаниями для отнесения объекта к подгруппам 1а и 1б являются следующие признаки: а) наличие ориентировочной реакции на объект или перемена направления передвижения особи; б) контактное взаимодействие с объектом; в) генерация реакций,

произведенная особью после восприятия объекта на расстоянии. Объекты, входящие в выше указанные подгруппы 1а и 1б, обязательно учитываются при троплениях, в виде объектов определенных классов x_q.

Поскольку один класс объектов может выполнять несколько функций, значимых для животного (Панов, 1980), на один объект какого-либо класса x_q особь может проявить не одну, а несколько унитарных реакций u_j – однотипных и различных. При этом, унитарные реакции, инициированные восприятием какого-либо объекта, могут последовательно сменять одна другую, образуя цепочку вида u^1, u^2, u^3, ..., u^k, состоящую из k (штук) унитарных реакций.

Так, объект класса «дерево» может послужить кунице для ориентировки при горизонтальном передвижении, обеспечить защиту от опасности, указать на потенциальную возможность добычи мышевидных, обитающих в прикорневых полостях основания ствола, выступить субстратом для нанесения пахучей метки и др. Последовательная реализация унитарных реакций, ассоциированных с одним объектом, обычно происходит до тех пор, пока в психике особи сохраняется актуальность данного объекта, после чего внимание особи переключается на другой объект. Наблюдения за поведением мелких хищных млекопитающих показывают, что субъективная актуальность внешнего объекта обычно исчерпывается после небольшого числа реакций, направленных на данный объект (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 37 – 38), что обусловливается неспособностью животных к произвольному вниманию (Osgood et al., 1957; Gray, McNaughton, 2000 и др.).

Используя физиологическую терминологию, развертывание цепочки различных унитарных реакций при восприятии какого-либо объекта внешней среды может отражать «условно-рефлекторное переключение», при котором «один раздражитель может стать условным сигналом различных реакций» (Асратян, 1983).

Кроме того, генерация различных реакций на объект одного и того же класса может указывать на «реверсивное» смещение целесообразной мотивации особи на «метацелевое состояние» (Apter, 1989). Под этим понимается изменение направленности поведения: с достижения цели – на процесс выполнения деятельности, обусловленной обстановочным контекстом (Apter, 1981; Sevbak, 1983; Cowles, Davis, 1985 и др.). Кормопоисковые реакции могут смениться на некоторое время маркировочными, ориентировочными, комфортными и т. д. (Хайнд, 1975; Мозговой и др., 1998). По-видимому, такого рода реверсии позволяют сохранять генерализованную активацию нервной системы на высоком уровне на время фрустраций, исходящих от невозможности особи достичь актуальной цели (Apter, 1989; Данилова, Крылова, 1997 и др.).

С зоопсихологической точки зрения, которая здесь близка зоосемиотической позиции (Sebeok, 1976), генерация различных реакций на объект одного и того же класса указывает на динамику значений воспринимаемых объектов, связанную с многозначностью смысловых интерпретаций (категоризаций) (Kahneman, 1973; Брунер, 1977; Гибсон, 1988; Шиффман, 2003) и готовностью осуществить определенную интерпретацию в соответствии с текущей установкой (Узнадзе, 2006) и ранее приобретенным опытом (Найссер, 1981; Судаков, 2002; Канеман, 2006). Различают «установку на стимул» и «установку на ответ»; первая в большей мере ограничивает восприятие объектами определенных классов, вторая – ограничивает репертуар проявленных реакций (Гусев, 2007, с. 86).

Есть смысл привести в качестве примера перечень основных классов объектов, на которые обычно реагируют лесные куницы в ходе кормопоисковой активности (табл. 5). Классы объектов перечислены в порядке снижения частоты ситуативных единиц поведения, проявленных куницами при их восприятии. (При восприятии объекта среды обитания, особь может проявить одну или несколько последовательных унитарных реакций, входящих в состав данной ситуативной единицы поведения. При составлении таблицы 5 учитывалась частота первой унитарной реакции, инициированной восприятием объекта данного класса). Куницы обитали в окрестностях г. Самары; проанализировано около 34 км следов кормопоисковой активности (адаптировано из: Владимирова, Морозов, 2014).

В процессе суточной активности разнообразные объекты окружающей среды влияют на передвижения животных и определяют их взаимодействие с материально-энергетическими ресурсами среды обитания. Некоторые из объектов среды обитания определяют реакции животного значительно чаще, чем другие, поэтому число реакций, проявленных при восприятии различных классов объектов, не соответствует частоте их встречаемости в данных местообитаниях.

Животные намеренно разыскивают объекты определенных классов, объекты других классов – не замечают, а третьих – активно избегают (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, 2013в). Даже среди классов объектов близкой природы имеются классы объектов, предпочитаемые особями данного вида в большей или меньшей степени. Известно, к примеру, что следы, оставленные животными в природных биотопах, наряду с их постоянными тропами, «комбинируются обычно с разного рода химическими и иными метками», привлекают внимание конспецификов и гетероспецификов, «канализируя их активность» (Наумов, 1977б). При встречах со следами жизнедеятельности горностая и ласки, лесная куница обычно не проявляет много поведенческих реакций, то есть, ценность этих следов для лесной куницы сравнительно не высока. Напротив, следы деятельности лесной куницы

и обыкновенной лисицы обычно обследуются куницей с большим вниманием и сопровождаются большим числом исследовательских и подражательных реакций (Мозговой, Розенберг, 1992).

Унитарные реакции состоят из элементарных (табл. 4), отпечатки которых можно дифференцировать в составе непрерывной следовой дорожки по особенностям «рисунка следов» (Мозговой, 1980). Несколько унитарных реакций (иногда одна), ассоциированных с восприятием какого-либо определенного объекта, образуют *ситуативные единицы поведения* (Vladimirova, 2011). Порой по рисунку следов нельзя определить внешний объект, вызвавший ответные реакции, но это бывает не часто, «оправдывая» объективность исследований.

В протоколе детальных троплений дерево формально обозначается в виде x_1, а следы мышевидных грызунов, например, в виде x_{10}. Охотничья реакция на птиц (унитарная реакция лесной куницы) формально обозначается в виде u_{30}, а элементарные реакции, входящие в ее состав – в виде $y_{30.1}$, $y_{30.2}$, или $y_{30.3}$ (таблицы 4 и 5).

Списки разновидностей поведенческих реакций (унитарных и элементарных), а также классов объектов, значимых для какого-либо вида животных, составляются на основе предварительных наблюдений за их следовой активностью (длительных и трудоемких). Желательно также провести непосредственные наблюдения за поведением представителей этого вида (или близких видов) при вольерном содержании и в природе.

Список унитарных реакций, характерных для какого-либо вида млекопитающих, может быть упорядочен на основе анализа потребностей, удовлетворяемых с их помощью. Так, унитарные реакции, обеспечивающие локомоцию лесной куницы, представлены в таблице под номерами 1–17, защитные – под номерами 18–22, кормопоисковые и пищевые – 23–32, маркировочные – 33–37, направленные на использование убежища – 38–39 (табл. 4). Локомоторные и защитные реакции актуальны для всех функциональных форм активности. Кормопоисковые и пищевые реакции чаще, чем при других функциональных формах активности, наблюдаются при кормопоисковой активности, а маркировочные – при обходе участка.

Реакции, направленные на использование убежища, характерны для активности «ход к месту дневного отдыха», хотя унитарная реакция «локомоция под снегом» может быть проявлена и при других формах активности. Вообще, при каждой форме активности особь может проявить любую из унитарных реакций своего видового репертуара, причем вероятность генерации реакций, слабо актуальных для данной формы активности, низка. Такого рода «нерегулярные» поведенческие феномены чаще наблюдаются в среде, содержащей антропогенные объекты, тревожащие особь, а также при

познавательной или игровой мотивации поведения (Immelmann, 1980; Мак Фарленд, 1988; Мозговой и др., 1998).

Таблица 5

Основные классы объектов среды обитания лесных куниц в окрестностях г. Самара (январь – март 2000–2010 годов)

№	Класс объектов (x_q)
1	Дерево
2	Куст, произрастающий отдельно
3	Заросли кустарников, захламленные ветками
4	Валежина
5	Следы лисиц
6	Пенек
7	Свежая лыжня
8	Свой след*
9	Следы куниц
10	Следы мышевидных грызунов или их запах из-под снега
11	Поляна, граничащая с лесопокрытой жировочной стацией**
12	Снежный бугорок
13	Старая лыжня***
14	Ветка, палка
15	Пучок древесного подроста****
16	Наброды сорок (и ворон)
17	Элементы повышенного рельефа
18	Следы зайцев-беляков
19	Стебли бурьяна
20	Наброды мелких воробьиных птиц*****
21	Муравейник, муравьиная куча
…	…
23	Группа (взрослых) деревьев или небольшой островок леса
…	…
35	Копна сена

* – следы куницы, служащей объектом наблюдения при данном троплении

** – место потенциального перехода куницы к другому кормовому участку

*** – лыжня, проложенная и используемая длительный период

**** – группа тонкоствольных деревьев

***** – следы лапок и крыльев мелких воробьиных птиц, а также расклеванные птицами части растений

Таким образом, процесс формализации поведения, проводимый по ходу троплений, начинается с выявления (распознавания по следам) двигательных стереотипов небольшой временной протяженности – унитарных и элементарных двигательных реакций (Владимирова, 2012в). Элементарные

двигательные реакции (ЭР), имеющие, по всей видимости, безусловно-рефлекторную природу (Крушинский, 1960, с. 12), объединяются в унитарные реакции (УР), выполняющие простейшую биологическую функцию – локомоторную, ориентировочную, маркировочную, исследовательскую, пищевую и другие. Унитарные реакции, в свою очередь, складываются в ситуативные единицы поведения (СЕП), ассоциированные с внешними объектами, воспринятыми особью, а цепочка ситуативных единиц поведения слагает ту или иную разновидность функциональной формы активности (ФФА). Последовательность функциональных форм активности особи в сумме складывается в суточную активность (рис. 6).

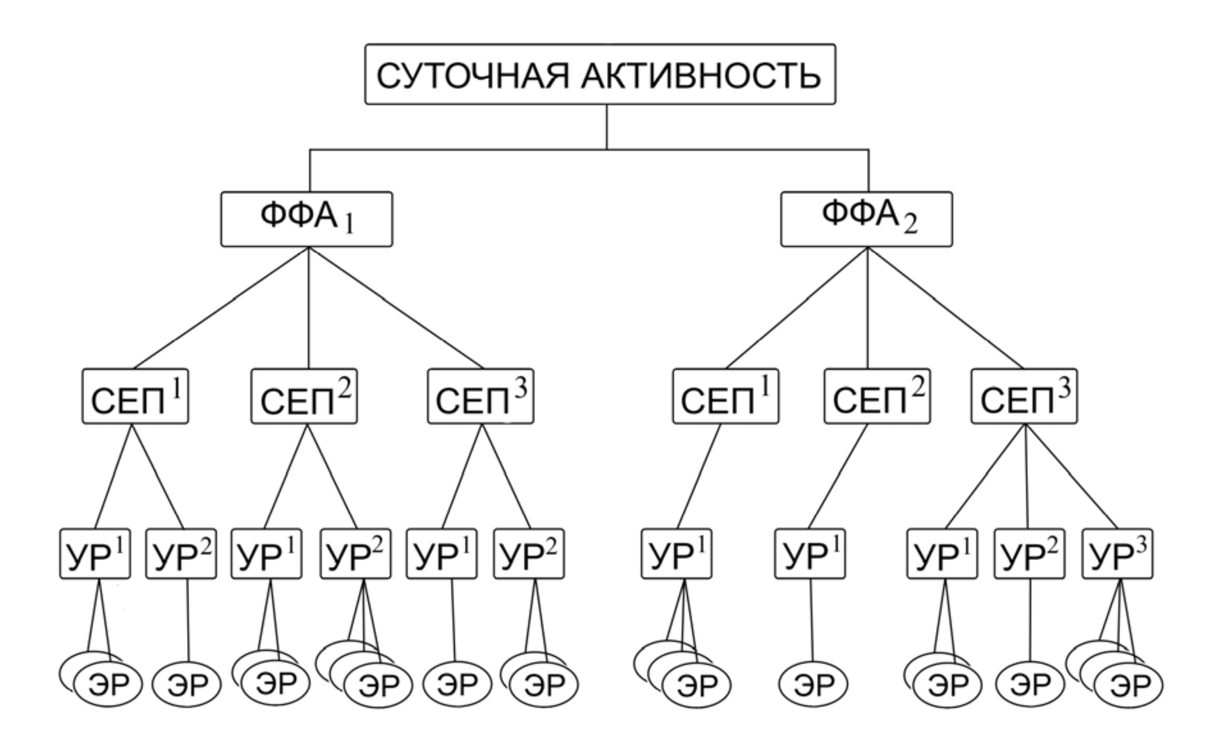


Рис. 6. Структура поведенческой активности особи млекопитающих. ЭР – элементарная двигательная реакция, УР – унитарная реакция, СЕП – ситуативная единица поведения, ФФА – функциональная форма активности (Vladimirova, 2011, с дополнениями). Нижние числовые индексы формализуют качественные характеристики элементов поведения ($ФФА_1$ и $ФФА_2$), а верхние – указывают на порядок следования данного элемента поведения в составе элемента поведения более высокого уровня, без указания на качественные характеристики, которые могут быть идентичными или различаться ($СЕП^1$, $СЕП^2$, $УР^1$, $УР^2$ и др.). Этот же принцип применения числовых индексов используется по всему тексту монографии (нижние числовые индексы применяются для именования формально обозначенных феноменов, верхние – для указания на их порядковые номера)

В идеале, в ходе зимних троплений зоолог проходит путь, равный по продолжительности суточному наследу особи, то есть проходит следовую дорожку, ведущую от одного места отдыха вытрапливаемого животного – до другого.

При сборе полевого материала методом детальных троплений не принимаются во внимание мотивации животных, для которых нет знакового соответствия (в виде цепочек отпечатков реакций, проявленных наблюдаемыми особями). Это обстоятельство снижает качество работы. Действительно, метод детальных троплений не вполне пригоден для изучения поведения околоводных млекопитающих, например, выдры, так как при передвижении зверька по воде значительная доля его активности будет недоступна для эколого-этологического анализа. Тем не менее, при постановке задач сравнительного характера, исследования, организованные с помощью предложенной выше методики, проводить можно. Например, показательным будет сравнение наземных составляющих активностей, проявленных разными особями (или популяционными группировками) выдры.

Это же обстоятельство, ограничивающее область приложения данной методики, следует учитывать и при изучении особенностей перемещений зверей в норах, в толще снега или по деревьям. Данный недостаток не является непреодолимым препятствием для исследований экологической этологии млекопитающих по их следам, тем более в тех случаях, когда не ставится задача абсолютной оценки восприятия и использования животными различных ресурсов местообитаний, а проводится сравнение информационных аспектов взаимодействия особей (и их группировок) с внешней средой (Новиков, 1953; Vladimirova, Mozgovoy, 2003).

В системной биологии, при описании сложного явления, важная роль отводится выявлению «качественных структур, основанных на логическом дискретном формализме», достоинство которых заключается в том, что модельные обобщения такого рода не требуют предварительного сбора больших массивов, данных и проведения вычислительных экспериментов (Chaouiya et al., 2013, p. 135). Этим представлениям, по мнению автора данной книги, отвечает структура поведенческой активности особи, описанная выше и представленная на рисунке (рис. 6). Она используется в формальном описании адаптивного поведения, характеристики которого могут быть распознаны по ходу детальных троплений следов жизнедеятельности млекопитающих, а также при моделировании различных феноменов поведения зверей в их естественной среде обитания (Владимирова, 2012в, 2013а, 2013б, 2013в; Владимирова, Морозов, 2014). Таким образом, первый этап формального описания, моделирования и анализа сложной системы, носящей название «приспособительное поведение особи млекопитающих, обитающей в естественных условиях», можно считать завершенным, если известна структура

суточной активности, последовательно разнесенная на функциональные формы активности, ситуативные единицы поведения, унитарные и элементарные реакции.

2.3. Техника сбора полевого материала

2.3.1. Показатели, учитываемые при детальных троплениях

Идентификация видовой, половой, возрастной и индивидуальной принадлежности следовой дорожки

Применение метода детальных троплений позволяет получать унифицированные показатели, характеризующие адаптивное поведение зверей и, в частности, информационные аспекты их средовых взаимодействий.

В контексте данной работы под «информацией» подразумевается совокупность сведений о естественных местообитаниях, полученных животными в процессе их двигательного взаимодействия с окружающей средой (Мозговой, Розенберг, 1992). Это информация о ландшафте, растительности, различных объектах абиогенной и биогенной природы, собственных следах. Также они воспринимают сведения о приспособительном поведении других особей, содержащиеся в следах их жизнедеятельности, – оставленных ранее и сохранившихся в биотопе. Такая биогенная информация потенциально имеет «коммуникативную» природу (Темброк, 1977; Мозговой, 1985б; Рожнов, 2004, 2005). Она способна воспроизводиться и накапливаться в биоценозе (в ходе подражательного поведения), «считываясь» другими животными, при условии намеренного или случайного восприятия ими знаков внешней среды, несущих такие сведения (Владимирова, Мозговой, 2006а; Рожнов, 2013 и др.).

Метод детальных троплений состоит в следующем. Обнаружив следовую дорожку, зоолог определяет: а) тип биотопа и стации; б) направление локомоции особи – объекта наблюдения; в) видовую принадлежность особи; г) функциональную форму ее поведенческой активности; д) разновидности поведенческих реакций, проявленных особью в связи с восприятием средовых объектов, либо спонтанных; ж) пол и возраст особи (предположительно). Параллельно с определением количества проявленных реакций и воспринятых объектов, зоолог учитывает расстояние, пройденное животным, поведение которого изучается по следам.

Первые три вопроса (тип биотопа и стации, направление локомоции и видовая принадлежность особи) обычно решаются однозначно и относительно быстро. Что касается трех остальных, то нередко бывают ситуации, когда исследователю, по мере тропления, приходится изменять первоначально сложившееся мнение. Д. П. Мозговой и Г. С. Розенберг (1992, с. 35) считают, что при троплении следов не следует стремиться делать скорые выводы о

половозрастной принадлежности особи и ее социальном статусе (резидент ли она данной территории или пришлая). К окончательному выводу, как правило, удается прийти после длительного наблюдения, с учетом всех особенностей следовой дорожки. Иногда в течение дневного тропления не удается достоверно идентифицировать след, и «если есть какое-то сомнение в видовой, половой, или возрастной принадлежности следа, тропление следует продолжить». Для точной идентификации следа необходимо проявлять напряженное внимание. «Приобретение нужных навыков можно ускорить, наблюдая животных при вольерном содержании», а так же наблюдая за поведением домашних животных.

Важно правильно определить мотивационную специфику воспринятых классов объектов и проявленных двигательных реакций (пищевые, ориентировочные, защитные и др.), и на этой основе сделать заключение о принадлежности активности к той или иной функциональной форме (Vladimirova, 2011). Функциональная форма активности обыкновенной лисицы и куньих обычно приурочена к определенным биотопам и характеризуется качественным и количественным составом поведенческих реакций.

Выявляются объекты внешней среды, восприятие которых сопровождалось поведенческими реакциями особи, определяется их классовая принадлежность. Рисунок следовой дорожки условно разделяется на небольшие функционально неравнозначные отрезки, последовательно слагающие цепочку, «звеньями» которой выступают следы отдельных элементарных двигательных реакций (в виде отпечатков поз особи, реализующей эти реакции) (табл. 4). Рисунок следовой дорожки представляет собой последовательность отпечатков унитарных реакций, состоящих из отпечатков элементарных реакций. Несколько элементарных реакций, различимых по отпечаткам на снегу (иногда – одна элементарная реакция), складываются в унитарную реакцию, выполняющую приспособительную функцию.

Зоолог, приступивший к детальному троплению следов, отмечает в полевом журнале объекты, восприятие которых животными предположительно инициировало генерацию тех или иных поведенческих реакций. Элементарные реакции идентифицируются одновременно с определением унитарных реакций, им соответствующих. Отмечается продолжительность дистанции следовой дорожки. Позже, при обработке полевых материалов, эти записи, сделанные в природе, позволят рассчитать количественные показатели, характеризующие особенности освоения внешней информации наблюдаемой особью. К ним, к примеру, относятся *интенсивность*, *экстенсивность* и *фазовая структурированность* поведения особи, наблюдаемого по следам (Мозговой, Владимирова, 2002).

Требования, которые обычно предъявляются к традиционным троплениям (Насимович, 1948, Новиков, 1953; Данилов, Туманов, 1976; Матюшкин, 2005;

Ломанов, 2007 и др.), остаются в силе и при работе по методике детальных троплений. В частности, большое значение придается описанию условий, в которых проводились тропления: характеристике рельефа, орогидорографических свойств местности, биоты, погоды, выраженности антропогенного фактора. Уточняются различные внешние обстоятельства, сопутствующие активности особи, наблюдаемой по следам: время суток, направление ветра, наклон грунта, наличие наста, наличие и плотность следов конспецификов и гетероспецификов и др. (Формозов, 1976). Приводятся сведения о продолжительности суточного пути («наследа»), размерах индивидуального участка, если они известны, локализации маршрутов переходов (Приклонский, 1975, 1981 и др.). Учитывается длина прыжков при разных аллюрах, глубина погружения туловища в снег (Новиков, 1981). Отмечаются заходы особи в основания кустарников и под кроны деревьев, частота и глубина минирования снежной толщи, продолжительность подснежных переходов (Данилов, Туманов, 1076; Корытин, 1979б; Терновский, Терновская, 1994 и др.). Отмечаются микростации поимок добычи, включая случаи неудачной охоты, отмечается частота station уринаций, дефекаций, волочений животным задней части туловища по грунту и т. п. (Рожнов, 2002 и др.).

При работе в полевых условиях рекомендуется использовать цифровой фотоаппарат и звукозаписывающую технику. Это позволяет фиксировать максимальное количество информации.

По данным троплений выполняется крупномасштабная схема следового пути особи, с «детальным изображением структуры биоты и ее интимных экологических связей» (Сочава, 1963, с. 116), (так называемая «крока») (Формозов, 1946; Плешак, 1988а; Матюшкин, 2005 и др.). На схеме отмечается направление ветра, путь вытрапливаемой особи, следы конспецификов и гетероспецификов, пересеченные ею (Граков, 1981; Матюшкин, 2005; Владимирова, 2010д, Vladimirova, 2011 и др.). Определяются границы фитоценозов (Мельник и др., 2000; Владимирова, 2012м). Условными символами обозначаются овраги, берега рек и озер, ручьи, болота, гари, каменные осыпи. Отмечаются населенные пункты, отдельные строения, дороги, тропы, линии электропередач. Указывается направление передвижения особи, отмечаются места перемен зон активности – заходы на деревья, под снег, в пустоты, образовавшиеся под торосами, в норы и т. д. Выявляются места поимок добычи, сохранения и использования запасов, микростации мест отдыха, дневных лежек, временных убежищ. Указывается расположение объектов, служащих животным для неоднократного нанесения пахучих меток (Ивантер, 1963; Калецкая, Немцев, 1963; Скробов, 1963; Пучковский, 2005; Ванисова и др., 2013 и др.).

Начинать исследование зообиоты по следам зимней активности животных с целью рекогносцировки лучше в конце осени – начале зимы, когда снежный

покров не глубокий. Во второй половине зимы выслеживать зверей сложнее. С другой стороны, начиная с февраля, количество следов млекопитающих и птиц увеличивается, поскольку с удлинением светового дня усиливается их общая активность (Корытин, Азбукина, 1975; Черникин, 2006; Владимирова, 2011а и др.).

Прежде чем начать детальные тропления, позволяющие получить количественные эколого-этологические показатели для проведения дальнейшей сравнительной оценки, следует пройти вдоль следов 100 – 300 *м* (не затаптывая отпечатки), чтобы определить в целом, какую информацию могут дать следы жизнедеятельности данной особи. Параллельно необходимо определить видовую принадлежность и свежесть следа, направление передвижения, сделать предположения о половой и возрастной принадлежности наблюдаемой особи, а также функциональной форме ее поведенческой активности. Если полученная информация о качестве следовой дорожки, распределению следов по микростациям, форме активности, наличии убежищ, покопок, меток соответствует цели работы, можно вернуться по следу и начать детальные тропления.

В полевом журнале отмечаются дата и время троплений, погодные условия, дается ландшафтно-биоценотическая характеристика местности, включая особенности проявления антропогенного фактора. Указываются дата и время последнего снегопада. Приводится подробная характеристика снежного покрова («нивального экологического фактора»): измеряются высота, плотность, структура и степень загрязнения снежного покрова, особенности его распределения по биотопу, отмечается наличие кухты, инея или наледи на ветвях деревьев и кустарников (Новиков, 1953; Мозговой, Розенберг, 1992 и др.). Отмечается динамика погодных условий, с предположительного момента появления следов до начала сбора полевого материала троплений, наличие следов зверей и птиц, общее состояние кормовой базы, ландшафтные особенности микростаций, по которым передвигалась исследуемая особь.

Если полученный полевой материал предполагается использовать для последующих обобщений и сравнений (что и является промежуточной целью «естественнонаучного поиска»), то следует указывать, при каких условиях он был получен: при средних («обычных») или экстремальных. (Имеется в виду состояние абиотических и биотических факторов, наиболее существенных для экологии вида). Следует отмечать факты сбора полевых материалов в годы, необычные по экологическим или погодным условиям. Сюда относятся такие феномены, как массовое размножение грызунов, необычайно засушливые весна и лето, зима, следующая за длительным и полноводным паводком (что обычно сопровождается агрегацией мышевидных грызунов, основных кормовых объектов модельных видов, на возвышенных участках ландшафта), и т. д.

В Самарской области материалы зимних троплений обычно можно получать с начала декабря по конец марта. В окрестностях г. Самара тропление следов лисицы обыкновенной проводилось с 11 ноября 2007 г., а лесной куницы до 29 марта 2010 г. Это крайние даты начала и завершения полевых сезонов, во время которых автор этой книги собирала материалы по методике зимних троплений.

Видовую, половую, возрастную и индивидуальную идентификацию особи удобнее всего проводить по свежим следам. О свежести следовой дорожки говорят следующие признаки: 1) отсутствие припорошенности следа, или, в случае ветреной погоды, слабая занесенность следа поземкой; 2) наличие мелких, четко оформленных комочков снега, расположенных впереди следа по ходу движения; 3) четкие контуры следа в мороз или слабо выраженное таяние во время оттепели; 4) хорошо заметные мочевые точки; 5) наличие множества подробных деталей на следовой дорожке, четкие «поволоки» и «выволоки»; 6) отпечатки отдельных лапок не составляют смерзшегося плотного комка снега; взятые в руки, они рассыпаются; 7) при запрыгивании зверька на основание (комель) дерева, под ним можно разглядеть мельчайший сор, опавший с коры. Если не видно «рисунка» лапок, то направление следа легче всего определяется по выбросу мелких частичек снега по ходу движения. Эти выбросы легко распознаются, если следы «свежие» (Владимирова, Мозговой, 2010г).

Видовая принадлежность следов млекопитающих определяется по размерам и конфигурации следовой дорожки (прямые признаки), с учетом предпочитаемых биотопов и стаций (косвенные признаки) (Огнев, 1950; Новиков, 1959; Формозов, 1959; Ошмарин, Пикунов, 1999 и др.). Пол хищных млекопитающих определяется по расположению и очертаниям мочевой точки, размерам и конфигурации отпечатков лап, общему характеру поведения (Матюшкин, 2005; Владимирова, 2010в и др.). Предположительный возраст животных, в градациях «ювенильные» или «взрослые», определяется по размерам отпечатков лап, общему характеру поведения и идентификации особи с объектами прошлогодних исследований (Сидорович, 1995 и др.). Предположения о половой и возрастной принадлежности особи, сделанные по рисункам следовой дорожки, характеру активности и конфигурации мочевой точки, необходимо проверить несколько раз. Полученные сведения не должны быть противоречивыми.

При локомоции животного по рыхлому снегу, следы кажутся оставленными более крупным зверем, а при передвижении по насту – более мелким, в то время как в реальности активность проявляла одна и та же особь. Этот факт следует учитывать при идентификации следов конкретной особи с объектами наблюдений прошлых троплений. У модельных видов данного исследования использование территории одной и той же особью –

стереотипное; лесные куницы, обыкновенные лисицы, ласки и горностаи из года в год ходят по одним и тем же стациям и микростациям.

Признаки, по которым в данном исследовании определялась половая принадлежность особей лесной куницы, по материалам троплений, без мечения и умерщвления зверьков, следующие. Если мочевая точка расположена позади следов задних лапок животного или прямо на них, высоко вероятно, что объект тропления – самка, а если – впереди следов, на следах или сбоку от следовой дорожки – следы оставил самец. У самок мочевая точка компактная, самцы обычно разбрызгивают мочу «веером». Как правило, самцы метят мочой чаще, чем самки, но в конце зимы в поведении и тех и других количество мочевых точек увеличивается. По следам, оставленным особью на насте или по старым следам половую принадлежность определить сложно, но сохраняется возможность делать предположения об ассоциации особи, чья активность наблюдается по следам, с животными, обитавшими здесь ранее.

При определении пола по следам также учитываются размеры отпечатков: у самцов следы крупнее, чем у самок. При этом следует помнить, что самцы-сеголетки могут быть такого же небольшого размера, как и взрослые самки. При передвижении двухчеткой, на одной и той же скорости хода, расстояние между правой и левой парой лапок у самцов шире, чем у самок. Самки сильнее сближают лапки к средней линии, ход самцов – раскидистее. При увеличении скорости хода и у самцов, и у самок лапки сильнее сближаются к средней линии (Руковский, 1988 и др.). Самки (и молодые особи), поскольку они по массе легче, чаще взбираются на деревья, с легкостью неоднократно запрыгивают на основания стволов деревьев, на возвышения – пни, валежины, насыпи. Это хорошо видно по более глубоким следам соскока, по инерции движения, мелкому мусору под деревом на снегу.

Можно судить о половой принадлежности лесных куниц и по общему характеру поведения: к середине февраля самцы приходят на участки самок. В Самарской области у лесных куниц в это время начинается ложный гон (Владимирова, 2011а). Самцы чаще метят, их переходы длиннее; большее расстояние, как правило, они пробегают по прямой линии, чаще ходят по открытым местам. Самки ориентируют локомоцию более короткими векторами, плавно изменяют направление передвижения, без резких поворотов, передвигаясь как бы «пугливее», осторожнее самцов (Владимирова, 2010в, 2013е).

Самцы, с февраля по конец марта, приходят на прошлогодние и обитаемые участки самок, перемещаются по их следам. Иногда самцы и в этот период ограничивает активность мечением границы кормового участка самки, с возвращением на свой участок. Самка обычно проявляет активность поблизости (Владимирова, Мозговой, 2010б).

Отличия в поведении самцов и самок лесной куницы проявляются и в их отношении к объектам антропогенной природы – строениям, дорогам, следам снегоходов, которые обычно сильнее «пугают» самок, чем самцов (Мозговой, 1976; Мозговой, Окунев, 1983). Прежде чем пересечь дорогу (лыжню, след снегохода), самцы обычно сидят некоторое время на четырех лапах, по-видимому, ориентируясь. Если дорога проходит по обычным маршрутам, например, между двумя кормовыми участками одной особи, то самцы пересекают ее «с ходу», широкой двухчеткой, без проявления поведенческих реакций, свидетельствующих о нерешительности или беспокойстве. Самки обычно переходят дорогу иначе. Учуяв или завидев дорогу, они совершают переориентировки направления локомоции, «нервничают», мечутся, ходят вдоль дороги в разных направлениях (Владимирова, 2010в).

Из всех изложенных выше закономерностей поведения лесной куницы, ассоциированных с половой принадлежностью (табл. 6), бывают исключения. По отношению к антропогенным объектам, взрослые самки могут быть спокойными, как самцы. Для достоверного утверждения, самка оставила данный след или самец, надо, чтобы полевые данные, свидетельствующие о половой принадлежности какой-либо особи, собранные по ее следам, не противоречили друг другу. В этом случае, пройдя на одном и том же участке по следу какой-либо особи лесной куницы пару километров несколько раз в месяц, можно отважиться на утверждение, была это самка, самец, или же следы оставили разные особи.

При наблюдениях, проводимых в течение нескольких лет в одной местности, по следам лисиц и куньих можно предположительно судить о возрасте вытрапливаемых животных, особенно в том случае, когда они индивидуально распознаются по особенностям поведения. Для различия следов взрослых и ювенильных особей следует обращать внимание на размер отпечатков лап, интенсивность маркирования, отношение животных к следам других особей своего вида, выраженность тенденции к подражательному поведению, расположение индивидуального участка (в более или менее благоприятных стациях) (Корытин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2009в и др.).

Таблица 6

Особенности экологии самцов и самок лесной куницы по данным литературы

Особенность, связанная с полом	Источник сведений
У самцов выше затраты энергии и двигательная активность, их суточные ходы и участки обитания – обширнее (Лапландия, Северо-Запад СССР, Волжско-Камский край). Зверьки с плохой упитанностью встречаются только среди самок в период размножения (Северо-Запад СССР)	Насимович, 1948; Данилов, Туманов, 1976; Асписов, 1973

Самки преимущественно добывают мышевидных грызунов и воробьиных птиц. Кормовой репертуар самцов включает также крупные и труднодоступные пищевые объекты: тетеревиных птиц (Печорский заповедник)	Юргенсон, 1947
Репертуар дополнительных кормов самок – шире. Среди самцов в промысловой пробе выше «процент пустых желудков» (окрестности Башкирского заповедника). Самки чаще ловят белок (Печоро-Илычский заповедник)	Мозговой, 1971 Сокольский, 2004
Самцы чаще самок метят территорию, интенсивнее реагируют на запахи (Кировская обл.)	Корытин, 1979, 1986
«Агрессивность самцов наиболее высока в период размножения, агрессивность самок повышается во время беременности». Самки менее подвержены стрессу при поимке с помощью живоловок	Соколов, Рожнов, 1979; Корытин, 1986
Самцы «менее разборчивы в выборе гнездового убежища». Ход самок к местам дневок осторожнее (Северо-Запад). Самцы подвижнее самок. При равной с самками численности они оставляют в биотопах больше следов и легче опромышляются. В среде обитания, затронутой антропогенным воздействием, участки самок располагаются в более «глухих» местах, чем участки самцов. Самки чаще самцов передви-гаются по деревьям (Южный Урал, Куйбышевская обл.).	Данилов, Туманов, 1976; Граков, 1981; Мозговой, 1976

При троплениях учитываются индивидуальные свойства особи (в тех случаях, когда они выражены). Для идентификации следов с конкретной особью при повторной встрече, необходимо обращать внимание на половые и возрастные признаки, конфигурацию отпечатков лап, а также предпочтение животными тех или иных постоянных маршрутов передвижения, микростаций и убежищ. При этом не следует забывать о тенденции животных к подражательному поведению, особенно выраженной у самок по отношению к следам самцов. Для лесной куницы в оптимальных условиях обитания чаще всего отмечена особенность передвижения, при которой правая пара лапок по ходу двухчеткой несколько вынесена вперед (Ивантер, 2001 и др.). У некоторых особей наблюдается преимущественная «леволапость» при прямолинейном движении, у других – частая перемена лап. Некоторые особи, ориентируя передвижение широким полукругом направо, всегда выносят вперед правую пару лапок, а постепенно «забирая» налево – идут вперед левой парой лапок. Частота повторов и углы поворотов также дают информацию об индивидуальных особенности локомоции и территориально-ориентировочных реакциях данной особи.

Умение идентифицировать следы с конкретной особью позволяет изучать многолетнюю динамику использования территории животными, а также прослеживать изменение особенностей поведения, происходящие со временем, по мере перехода особи из одной возрастной группы в другую (Мозговой, Розенберг, 1992; Vladimirova, Mozgovoy, 2003). В связи с этим, С. А. Корытин, знаток зимней экологии хищных млекопитающих, пишет: «При достаточном опыте «чтения» следов наблюдатель способен отмечать особенности поведения зверей: яркие, индивидуальные черты» (Корытин, 1988). Зная эти особенности, можно из года в год отмечать изменения в использовании территории животными или прослеживать феномен сохранения индивидуального участка особи. Наблюдая за животными в зимнее время в Кировской области, С. А. Корытин (1988) отметил, в частности, что лисица могла пользоваться одним переходом три года, ласка – два, а горностай – один год, но на второй и третий год горностай эксплуатировал эти же места с меньшей интенсивностью. На четвертый год горностай обитал здесь же, но его пространственное перемещение по биотопу сдвинулось приблизительно на 1 *км.*

В работе, результаты которой изложены в этой книге, мечение животных методом экстирпации пальцевых фаланг не проводилось. Большое значение придавалось умению опознавать животных по их естественным приметам. «Важно, чтобы исследователь специально сосредоточил внимание на выявлении индивидуальных признаков в экстерьере и поведении. Отлов и мечение – это всегда серьезное воздействие на животных, вмешательство в ход их жизни, физические и психические травмы. Нельзя гарантировать, что животное, прошедшее через процедуру мечения, не изменит в какой-то степени своего поведения» (Овсянников, 1986, с. 163 – 164).

Идентификация особей обыкновенной лисицы по следам осуществлялась на основании следующих факторов: размер отпечатков лап, характер локомоции (преобладающая форма аллюра, взаимное расположение лап, частота смены аллюра, глубина следа, что определяется массой тела, но может быть связано и с особенностями снежного покрова), степень асимметрии движения в процессе суточной активности (преобладание правой или левой ориентации в движении) (Владимирова, Мозговой, 2009в). Для индивидуального отождествления куньих, способных передвигаться грядой или под снегом, помимо перечисленных факторов, имеет значение преобладание и частота перемен зон активности. Например, у лесной куницы самцы ходят «грядой» реже, чем самки (Мозговой, 1976; Владимирова, 2010а). Некоторые особи обыкновенной куницы, чаще, чем другие индивиды, охотятся на воробьиных птиц (Владимирова, Мозговой, 2010б). Самки всех модельных видов данного исследования (лисица обыкновенная, куница лесная, горностай и ласка обыкновенные) настороженнее, чем самцы, относятся к объектам антропогенного происхождения (Владимирова, 2010в).

Для успеха детальных троплений, исследователю необходимо приобрести навыки идентификации следов с конкретной особью при повторной их встрече. Этому способствует знание локализации индивидуальной территории особи и представления о преимущественном использовании ею маршрутов и ориентировочных объектов. В связи с этим, Д. П. Мозговой и Г. С. Розенберг пишут: «Каждое млекопитающее индивидуально, причем эту индивидуальность зачастую можно проследить и выявить по следам. Для решения этой задачи необходимо обращать внимание на следующие особенности поведения: а) преобладающий «рисунок» следовой дорожки (прямая дорожка или извилистая); б) особенности уринации; мочевые точки отличаются у разных полов и, у некоторых видов, даже в разных возрастных группах; в) характер локомоции: преобладающий вид аллюра, взаимное расположение лап, частота перемены способа передвижения, глубина следа, размеры отпечатков лап и составляющих следа в целом; г) предпочтение животными определенных микростаций; д) степень асимметрии движения в процессе суточной активности при разных формах поведения (преобладание правой или левой ориентации в движении); е) характер активности: поиск пищи, уход от опасности, переход на другой кормовой участок, частота и характер комфортного поведения, частота смен зон активности – для животных, способных передвигаться «грядой» (т. е. по ветвям деревьев) или под снегом. При обработке полевых материалов эти данные позволяют выявить половые, возрастные и индивидуальные особенности знаковых полей животных, а также степень их изменчивости» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 34 – 35).

В период активности особи, поведение которой исследуется по следам, следует учитывать направление ветра. Кормовой поиск животные модельных видов обычно ведут против ветра или под тупым углом к ветру. Ход животного по направлению ветра, а также под прямым или острым углом к направлению ветра обычно свидетельствует либо о передвижении особи по привычному маршруту, либо о визуальном характере ее ориентировок при выборе нового пути. Следует учитывать расстояние, пройденное особью до объектов ориентации – соответствует ли оно расстоянию типичному для данного вида при кормопоисковой активности, или же особь намеренно выбирает более удаленные объекты. Преимущественный выбор удаленных объектов может указывать на территориальный, а не пищедобывательный «смысл» наблюдаемой функциональной формы активности.

О направленной локомоции особи по направлению к визуальным ориентирам обычно свидетельствует прямолинейная следовая дорожка особи или ориентация следов от одного объекта определенного класса к другому. Извилистая конфигурация пути обычно наблюдается в том случае, когда визуальные объекты ориентации в поведении особи отсутствуют.

Полученные сведения могут быть использованы для определения дальности действия зрительного и обонятельного анализаторов у наблюдаемой особи. При обобщении подобного материала исследователь может судить о способности к обнаружению внешних объектов у представителей разных видов и половозрастных популяционных групп, а также о сезонной вариации этих признаков. Известно, что у животных данная способность может подвергаться модификации в ходе онтогенеза и во время различных периодов года (Корытин, 1979; 1986 и др.). При троплениях необходимо отмечать и такие элементарные двигательные реакции, которые не связаны с каким-либо объектом очевидно и свидетельствуют о «бесцельном» передвижении особи по местности, без видимых объектов ориентации.

Животные некоторых видов способны периодически изменять зону своей активности. Лесная куница иногда передвигается по деревьям, горностай и ласка – под снегом или в пустоледках. Путь, пройденный животными по веткам деревьев, в толще снега, по валежинам, пустоледкам, верхним веткам плотно растущего кустарника, а также по пустотам, образовавшимся на склонах подтапливаемых берегов водоемов под корнями деревьев и кустарников, необходимо принимать во внимание и учитывать, как часть метража дорожки следов.

Ход, пройденный лесной куницей «грядой», то есть по веткам, в большинстве троплений, проведенных по свежему следу, можно обнаружить. Для этого надо обращать внимание на осыпавшийся с веток снег, упавшие кусочки коры, частицы древесного мусора. Также необходимо найти место схода куницы на грунт. Задача реконструкции верхнего хода – одна из наиболее сложных практических задач тропления лесной куницы. Животные этого вида, при выходе из дневного убежища, переходе на другой кормовой участок или при уходе от опасности могут сходить на грунт на непродолжительное время, передвигаясь по своим ранее оставленным следам или по следам другой особи, и вновь подниматься в кроны. Если по опыту троплений прошлых лет зоолог осведомлен о локализации обычных маршрутов переходов особей данной субпопуляции, задача реконструкции верхнего хода упрощается.

Необходимо отмечать в полевом журнале объекты среды обитания, ориентируясь на которые животные находят благоприятные микростации (т. е. микростации, ресурсы и условиях которых обладают потенциальной возможностью для удовлетворения актуальных биологических потребностей животных). Такими ориентировочными объектами могут быть элементы растительности, возвышения рельефа, вывороты корней упавших или покосившихся деревьев, муравейники, муравьиные кочки, овражки, отдельные колодины, завалы валежника, просеки, дороги, старые следы вытрапливаемой особи, следы конспецификов и гетероспецификов, их покопки, сделанные в

ходе поиска мышевидных грызунов, лыжни, кострища, следы снегоходов и так далее.

Следует определять эмоциональную окраску поведенческих реакций, проявленных животными при восприятии объектов окружающей среды. Эмоциональный «ответ» может быть позитивным или негативным. Для определения данного различия необходимо отмечать в полевом журнале, разыскивает ли наблюдаемая особь объекты среды определенного класса, или стремится избежать контакта с ними при случайной встрече (например, антропогенные источники пищи) (Мозговой и др., 1998). Негативые эмоции обычно сопровождаются повышенным числом элементарных реакций, и, в конечном итоге, могут привести к бегству животного от источника опасности, по грунту или по веткам деревьев. Также необходимо обращать внимание на уровень детализации особью признаков внешних объектов, с которыми она взаимодействует. Для этого следует вести подсчет числа элементарных двигательных реакций, ассоциированных с воспринятым объектом (Владимирова, Морозов, 2014).

За исключением засадных хищников (Гептнер и др., 1967; Крушинский, 1983; Матюшкин, 2005 и др.), млекопитающие не способны удерживать внимание на одном объекте длительное время (Хайнд, 1975; Дубровинская, 1985; Суворов, Таирова, 1985; Наатанен и др., 1986 и др.). Например, встретив свежую лыжню на индивидуальном кормовом участке, лесная куница может отреагировать на этот объект продуцированием двух – трех элементарных двигательных реакций. После этого она направится к кустарнику, дереву или засыпанной снегом муравьиной куче. Затем она снова возвратится к лыжне. Иногда вокруг свежей лыжни можно зарегистрировать до пятнадцати элементарных реакций, проявленных особью в конечном итоге, с чередованием восприятия данной лыжни восприятием других объектов. Внимание особи перемещается от одного объекта к другому, а «установка вновь направляет его к лыжне» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 38). При обработке материала может встать вопрос, считать ли связанными с лыжней все пятнадцать элементарных двигательных реакций, проявленных около лыжни, или учитывать только те реакции, которые реализованы в непосредственной близости от лыжни? «Этот вопрос касается не сбора, а обработки полученных данных» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 38). Подход к его решению зависит от задачи, поставленной исследователем. Внешние проявления поведения не следует ограничивать искусственными рамками, поскольку изучение поведения животных может включать в качестве задачи и «выявление степени «внимательности» данной особи», то есть исследование «частоты переключения ее внимания с одного знакового объекта на другой» (там же, с. 38). Это и было проделано в работе Э. Д. Владимировой и Е. А. Савинова (2013).

Метод детальных троплений имеет ряд недостатков: 1) «может быть использован только в зимний период жизни зооценоза, когда некоторые структурные звенья выпадают из сферы анализа: мигрирующие птицы, зимоспящие животные, скрытый от наблюдателя подснежный образ жизни ряда видов»; 2) для применения метода «необходимо знание экологии исследуемых видов и умение расшифровывать следы активности животных (умение «читать» следы)»; 3) «метод трудоемкий: за полный зимний день одному наблюдателю с использованием записывающей техники удается вытропить не более двух километров следов»; 4) полученные характеристики «имеют статистическую природу», «это требует как повторных троплений суточных наследов одной и той же особи в разные периоды зимнего сезона на разных участках, так и неоднократных проб по каждой возрастной и половой группе». «Но, с другой стороны, метод универсален – один для всех активных зимой животных. И позволяет вскрыть тончайшие особенности функционирования зооценоза» (Мозговой, 1980, с. 124).

При определении необходимого объема выборки следует учитывать соотношение реальной частоты встречаемости следов, принадлежащих представителям различных внутрипопуляционных группировок, в половом и возрастном составе выборок. Определение продолжительности суточного хода особи необходимо для получения материала по всем основным функциональным формам поведения, характерным для данной половозрастной группы. Для сравнительного анализа экологических особенностей различных особей или популяционных групп лучше использовать такие отрезки следовой дорожки, на которых основные функциональные формы активности представлены в соответствии с частотой их встречаемости за всю суточную активность, или анализировать несколько суточных ходов особи.

2.3.2. Оформление протокола троплений

Протоколирование условий сбора полевого материала. Принципы использования унифицированных обозначений. Детальное описание хода троплений

Изучение экологии зверей по следам начинается с характеристики условий, при которых полевой материал троплений был собран. Необходимо наговорить на магнитофон и (или) занести в полевой дневник информацию о состоянии биогеоценоза, отметить признаки активности различных представителей зообиоты. Кроме следовой активности вытрапливаемой особи, внимание уделяется и следам гетероспецификов, экология которых близка экологическим особенностям изучаемого вида, а также активности видов – кормовых объектов.

Пример характеристики условий троплений приведен ниже. В полевом дневнике была выполнена следующая запись.

«Дата и время тропления, погода: 10 декабря 1999 г., 11 час. Пять дней назад, 5 декабря, был снегопад, за 6 часов выпало около 5 *см* снега. При этом температура воздуха упала до –15 ° С. В последующие дни дневная температура воздуха постепенно повышалась и ко времени тропления достигла –8 ° С. Сегодня – тихо, пасмурно. Глубина снежного покрова – около 6 *см*. Снег сухой, рыхлый.

Место тропления: Волжский р-н Самарской области. Пойменная часть Заволжья. Пригородное лесничество. Дубрава, произрастающая в северной рекреации г. Самары, окрестности Сорокина хутора. Местность, лежащая в 1 *км* к западу от пионерлагеря «Салют» (если идти от него по спортивной тропе в сторону оврага). Южный склон Студеного оврага. Средний и высокий уровень антропогенной трансформации биогеоценоза: местами отмечено интенсивное влияние на природу различных факторов урбоэкологии (свалки мусора, кострища, выхлопные газы и шум автомагистрали, стаи одичавших собак и др.)

Рельеф: изрезанная эрозией надпойменная терраса р. Волги. Множество овражков и балок, в том числе, многочисленные отроги северного склона Студеного оврага. По дну оврага летом протекает пересыхающий в жару ручей. Мезорельеф местности выражен в значительной степени. Микрорельеф развит в малой степени, неровности почвы кое-где сопровождаются выходами грунта, по краям дорог имеются бровки и насыпи.

Фитоценоз: дубрава порослевого происхождения с примесью клена остролистного, вяза, осины, липы и черемухи. Дуб, главная лесообразующая порода, представлен, в основном, старыми и дуплистыми деревьями. Дубовый древостой здесь изрежен, местами (вдоль дорог) произрастают суховершинные деревья. Лесопокрытость местности составляет около 85 %. Со стороны построек по краю леса произрастают тридцатилетние, специально высаженные березы. Кустарниковый ярус представлен кленом американским, лещиной, бересклетом, жостером, жимолостью. Травостой состоит из типичных дубравных ценоэлементов с примесью сорных трав, произрастающих по обочинам лесных дорог и тропинок.

Вдоль ЛЭП проходит вырубка, на которой сформировались бурьянные заросли (чертополох, полынь горькая и высокая, мордовник, донники белый и лекарственный, клевера). Вырубка – трехлетней давности, деревья частично не вывезены, много валежника. Под действием городской рекреации лес замусорен в средней степени, местами – высокой. Рядом проходит асфальтовая магистраль с интенсивным движением, но в лесу уровень загрязнения воздуха и уровень шума довольно низкие, поскольку широколиственные насаждения деревьев второго яруса, подлесок и кустарниковый ярус образуют местами густые заросли, особенно по краям лесных оврагов и опушек. К востоку от

места тропления расположены массивы широколиственного леса, озера и дачный поселок, к западу произрастает мало посещаемая людьми дубрава в овражистой местности, простирающаяся до берега р. Волги, лежащего в 4 *км* от места тропления. Общая площадь дубового леса составляет около 200 *га*.

Встречено следов животных: ласка – 1 (следы приблизительно 5-ти дневной давности); собаки одичавшие – много следов разной давности; лесные мыши: тропы – 1, следы – 1 (поеди желудей); землеройки: тропы – нет, следы – 2; заяц-беляк – 1 (перемещался по тропе людей) и 3 следа по целине; лисица – 9 цепочек следов в разных местах; белка – 1; куница лесная – 1 (цепочка следов ювенильной самки, для этой особи характерна постоянная перемена ведущей пары лап, левая пара лапок впереди бывает чаще). След свежий, оставлен, по-видимому, 10 декабря, в 7 – 8 часов утра».

Далее в полевом дневнике следует детальное описание тропления ювенильной самки лесной куницы и первичная обработка полученных материалов.

Описание информации, полученной при троплении, как правило, делается на основе магнитофонной записи, сделанной в полевых условиях. Хорошо, если текст дополняется фотографиями следовой дорожки. Текст, произнесенный исследователем в условиях морозной, ветреной погоды, обычно не совершенен: местами он характеризуется повторами, смысловыми лакунами, использованием синонимичных или неточных выражений, неологизмов. Такой текст в дальнейшем должен быть унифицирован и представлен в виде первично обработанных полевых материалов. При первичной обработке важно использовать единообразные, формализованные наименования для обозначения учитываемых феноменов. К ним относятся: 1) разновидности поведенческих реакций животных, унитарных и элементарных; 2) обозначения классов объектов среды обитания, «отреагированных» животными. Эти обозначения должны быть продуманы и составлены таким образом, чтобы «отвечать» и наблюдаемой реальности, и задачам исследования. Таблицы 4 и 5, представленные выше, содержат примеры унифицированных, формализованных обозначений разновидностей поведенческих реакций лесной куницы и классов объектов окрестностей г. Самара, рассмотренных в качестве среды обитания животных этого вида.

Анализ поведенческих реакций, произведенный с одновременной фиксацией воспринятых особью объектов и событий внешней среды – базовая процедура полевой работы зоолога, собирающего материал по методике детальных троплений, направленной на изучение информационных аспектов взаимодействий животных со своим естественным окружением. Возможность воспроизведения результатов полевых исследований обеспечивается учетом всех, различимых по следам на снегу, элементарных двигательных реакций животного, а также их функциональной группировкой в унитарные реакции.

Решение об идентификации сохранившихся в природе отпечатков жизнедеятельности зверей с той или иной унитарной реакцией из видового репертуара принимается комплексно. Прежде всего, зоолог исходит из информации о принадлежности текущей поведенческой активности особи к той или иной функциональной форме (такой, к примеру, как кормопоисковая активность, переход к другому кормовому участку, ход на лежку, выход с лежки, обход участка и др.) (Гайдарь и др., 1983; Соколов, Рожнов, 1979; Vladimirova, 2011 и др.). Функциональная форма активности должна соответствовать как условиям фитоценоза, в котором локализованы следы, так и порядку данной формы активности в общей структуре суточной активности. Кроме того, принимаются во внимание еще два взаимосвязанных фактора: а) «рисунки» отдельных отпечатков элементарных реакций в цепочке следов; б) классы объектов среды обитания, пространственно ассоциированные с проявленными элементарными реакциями. Зная функциональную форму активности и репертуар поведенческих реакций вида (из прошлого опыта троплений и непосредственных наблюдений за поведением зверей), исследователь предполагает, какая именно разновидность унитарных реакций была здесь реализована. Предположение подтверждается отпечатками элементарных реакций, соответствующими этой унитарной реакции (табл. 4), а также их пространственной ассоциацией с объектами окружающей среды, – из тех классов объектов, которые актуальны для данной функциональной формы активности и данной унитарной реакции (табл. 5).

Иными словами, исследователь сначала делает предположения о функциональной форме активности вытрапливаемого животного (по множеству признаков), вероятной разновидности проявленной им унитарной реакции, воспринятом и «отреагированном» средовом объекте, и о разновидностях элементарных реакций, обычно входящих в состав предполагаемой унитарной реакции (табл. 4). Затем исследователь находит (или не находит) подтверждение своим предположениям, используя информацию, имеющуюся в среде (сюда относятся сохранившиеся отпечатки элементарных реакций и объекты, восприятие которых могло инициировать продуцирование этих реакций). В случае истины, средовая информация о функциональной форме активности, отпечатках следов и внешних объектах не должна противоречить предположению о разновидности унитарной реакции. Этот метод построения умозаключений представляет собой индуктивное, основанное на длительном наблюдении, составление унифицированных множеств элементов, подлежащих учету в ходе детальных троплений, и дальнейшее комбинирование дедукции, как формы мышления, с новыми подтверждениями ранее высказанных предположений (Кондаков, 1975; Поппер, 1983; Гадамер, 1988; Рассел, 1997 и др.). Этими четырьмя унифицированными множествами элементов, которые обязательно учитываются при детальных троплениях, являются: 1) множество

функциональных форм активности $\{G\}$; 2) множество видоспецифических унитарных реакций $\{U\}$; 3) множество элементарных реакций $\{Y\}$; 4) множество классов объектов среды обитания $\{X\}$.

Предположительная идентификация унитарных реакций (УР) – первый «шаг» исследования поведения по следам методом детальных троплений (табл. 4). Затем уточняется объект внешней среды, с которым была соотнесена та или иная унитарная реакция (или несколько таких реакций). Это второй «шаг» исследования. На любой значимый объект внешней среды животное «отвечает» продуцированием унитарных реакций, последовательность которых, связанная с одним объектов, формирует ситуационную единицу поведения (СЕП). Иногда констатируется невозможность точного определения объекта, инициировавшего проявление ситуативных единиц поведения (СЕП), но это бывает относительно редко. Третий «шаг» анализа наблюдаемой следовой дорожки – определение качества (класса) объекта, восприятие которого побудило животное к «ответной» унитарной реакции (или нескольким унитарным реакциям) (табл. 5). Этот этап работы представляет собой подтверждение (или отрицание) предполагаемой мотивации животного, – ответ на вопрос, поведенческая активность какой функциональной формы (ФФА) была здесь реализована наблюдаемой особью.

Три этапа («шага») анализа следовой дорожки, описанные выше, происходят почти одновременно, вернее, осуществляются как бы «по кругу». В каждом конкретном случае исследователь сначала делает предположение об основной цели активности особи (в виде функциональной формы активности g_a) и классе объектов внешней среды (x_q), которые могли бы вызвать то или иное движение животного (в виде унитарной реакции определенной разновидности u_j). Признаки унитарной реакции исследователь выявляет по элементарным реакциям (y_r), имеющим материальный эквивалент в виде отпечатков поз животных, зафиксированных на заснеженном грунте. Исследователь находит (или не находит) подтверждение своему предположению о разновидности унитарной реакции сразу в двух направлениях: 1) по наличию адаптивного смысла в унитарной реакции, проявленной животным на объект, и 2) по отпечаткам поз животного, свидетельствующим об элементарных реакциях, соответствующих унитарной. Адаптивный смысл выявленной унитарной реакции обычно конгруэнтен цели текущей функциональный формы активности особи, которая заключается в достижении полезного результата деятельности.

Кроме обеспечения полезного результата деятельности, соответствующего доминантной активности (Розенблют и др., 1983; Анохин, 1996), унитарные реакции, в комбинации с воспринятыми объектами, могут обеспечивать реализацию вспомогательных подцелей (а также подцелей, сопутствующих

основной цели активности) (Владимирова, 2013б). При кормопоисковой форме активности такими подцелями являются, к примеру, локомоция, защита (от реальной или предполагаемой особью опасности), исследование различных непищевых объектов, маркировка, коммуникация, отдых, осуществленный по ходу локомоции, чистка лап и мехового покрова, например, после кормления или примерзания наледи, и т. д. Чтобы проследить во времени и пространстве постепенное развертывание адаптивных смыслов доминантной и субдоминантной активностей вытрапливаемого животного, при работе по методике детальных троплений нужно идти по направлению его локомоции, а не «в пяту» (в обратном направлении), как это иногда делают при использовании традиционных вариантов техники зимних троплений (Владимирова, 2010д).

Элементарная двигательная реакция – это поведенческая активность небольшой временной протяженности, которая может быть распознана по следам с помощью анализа сохранившихся отпечатков поз животного. Элементарная реакция представляет собой однородное, однотипное движение, имеющее характерные черты, позволяющие отделить данную элементарную реакцию от предыдущей и последующей. Элементарная реакция стереотипна для данного вида животных, выражается специфическим «рисунком» следовой дорожки и является составным элементом процесса поведения. С точки зрения физиологии, при осуществлении одной элементарной реакции работает какая-либо определенная группа мышц; в реализации последующих элементарных реакций участвуют другие группы мышц. В речи исследователя, описывающего поведение, одна элементарная реакция обычно выражается одним глаголом (табл. 4). Пользуясь физической метафорой, можно сказать, что элементарная двигательная реакция – это «квант» движения животного.

Унитарная реакция, как и элементарная, является дискретной составляющей поведения, но представляет собой структурную единицу поведения более высокого иерархического уровня. Унитарная реакция, состоящая из одной или нескольких элементарных реакций, обеспечивает осуществление особью какой-либо адаптивной функции, что сопровождается восприятием объекта внешней среды соответствующего класса.

Исследователь, наблюдая следовые отпечатки адаптивной активности животного и условия местообитания, в котором осуществлялась активность, одновременно анализирует два фактора. Первый фактор – предполагаемый контекст реализуемого поведения (или, другими словами, его функциональная форма), второй – предполагаемая внешняя причина конкретной ситуативной единицы поведения (СЕП), складывающейся из одной или нескольких унитарных реакций (УР). По ходу тропления, эти составляющие анализа взаимно подтверждаются или опровергаются. Достоверность предположений подтверждается продолжением поведенческой активности определенной

функциональной формы (ФФА) – до тех пор, пока особь не достигнет полезного результата деятельности (или до тех пор, когда условия среды, например, погода, изменятся настолько, что животному придется отложить осуществление своей цели). После удовлетворения биологической потребности, формирующей цель поведения и мотивирующей особь на ее выполнение (например, потребности в пище, отдыхе и др.), одна функциональная форма активности переходит в другую, постепенно или скачкообразно (Мозговой и др., 1998; Vladimirova, 2011).

Унитарные реакции складываются в ситуационные единицы поведения – единицы поведенческой активности, детерминированные актуальной мотивацией особи и относительно случайной совокупностью характеристик среды обитания, внешних по отношению к животному. Поскольку животные модельных видов данного исследования проявляют активность в пределах видового ареала, а виды животных, в процессе своей эволюции, адаптировались к конкретным условиям биогеоценозов (Шмальгаузен, 1960, 1968; Заварзин, 2006 и др.), то объекты «случайных» классов в естественных местообитаниях встречаются редко. В основном, животные имеют дело с типичными классами объектов среды обитания, составляющими видовой умвельт (Кашкаров, 1928; Endres, 1989; Uexkull, 2001 и др.).

Поверхностный смысл феномена, соответствующего по следам ситуационной единице поведения, выражается в ориентации особи на внешний объект или ее двигательном взаимодействии с ним, а глубинный – в потенциальной возможности особи достичь полезного (адаптивного) результата жизнедеятельности, используя для этого материю, энергию и информацию, которые заключены в данном объекте.

Поведенческая активность определенной функциональной формы (ФФА) – разновидность жизнедеятельности, обладающая адаптивным смыслом. В структурном отношении ФФА представляет собой набор ситуативных единиц поведения (СЕП), составленных из последовательностей унитарных реакций (УР), представленных, в свою очередь, одной или несколькими элементарными реакциями (ЭР).

В качестве примера детальных троплений рассмотрим анализ следовой дорожки лесной куницы (пример 1, рис. 7) (Владимирова, 2009а; Vladimirova, 2011).

Куница проявляет поведенческие реакции, которые ассоциированы с перечисленными ниже объектами внешней среды так, что формируются ситуативные единицы поведения. Всего на изображенном участке следовой дорожки куница восприняла и «двигательно отреагировала» 16 объектов внешней среды, поэтому ее поведение представлено 16-ю ситуативными единицами поведения. Объект, с которым ассоциированы унитарные реакции (или одна унитарная реакция) и входящие в их состав элементарные реакции

(или одна элементарная реакция), является ядром ситуативной единицы поведения. На рисунке (1.2.3) единичные объекты различных классов обозначены числами в кружочках, от одного до пятнадцати, и они нумерованы по мере передвижения лесной куницы. Однако у этих классов объектов имеется и формализованные, унифицированные наименования, такие, например, как x_{35}, x_6, x_1, а в общем виде – x_q (табл. 5), которые позволяют проводить сравнения результатов разных троплений.

1. Первая ситуативная единица поведения лесной куницы ассоциирована с копной сена. На рисунке (рис. 7) этот объект, копна, обозначен числом 1 в кружке, в соответствии же с предварительно унифицированными наименованиями классов объектов, копна условно именуется x_{35} (табл. 5). В полевом журнале, на основе диктофонной записи, отмечено: «Особь идет двухчеткой». В соответствии с унифицированными наименованиями поведенческих реакций лесной куницы (табл. 3), указано: «локомоция (ход) по грунту двучеткой (u_1) в направлении копны (т. е. объекта класса x_{35}). Вектор перемещения ($y_{1.1}$). Затем куница совершила по ходу локомоции (u_1) поворот налево ($y_{1.2}$)». В результате, куницей совершена одна унитарная реакция u_1, состоящая из одной элементарной реакции $y_{1.2}$ и одной элементарной реакции $y_{1.1}$ (1 УР, 2 ЭР). После чего куница произвела реакцию, которая называется «перемена аллюра», с двухчетки на шаг (u_2, $y_{2.1}$) (табл. 4). Иными словами, куница совершила одну унитарную реакцию u_2, состоящую из одной элементарной реакции $y_{2.1}$) (1 УР, 1 ЭР). Далее куницей была проявлена локомоция шагом возле копны (т. е., совершена одна унитарная реакция u_1, состоящая из одной элементарной реакции $y_{1.1}$) (1 УР, 1 ЭР). На данном этапе тропления куницей произведено 3 унитарные реакции и 4 элементарные реакции, метраж следовой дорожки составил 13 *м*. Ценность копны, как объекта информационно-знакового поля лесной куницы (Мозговой, 2005а), равна 4, так как, в связи с восприятием копны, лесная куница проявила 4 элементарные реакции.

2. Вторая ситуативная единица поведения ассоциирована с сосной. На рисунке эта сосна обозначена числами 2 и 15 (в кружках), так как одна и та же сосна является «ядром» и второй, и пятнадцатой ситуативных единиц поведения. В соответствии с предварительно унифицироваными наименованиями классов объектов среды обитания лесной куницы (табл. 5), сосна – это «дерево», т. е., x_1. По ходу локомоции шагом (u_1) куница совершила поворот направо ($y_{1.2}$) (1 УР, 1 ЭР). Затем была произведена перемена аллюра на двухчетку (u_2, $y_{2.1}$) (1 УР, 1 ЭР). После чего была произведена ориентировочная реакция по ходу локомоции на сосну (u_{18}, $y_{18.1}$) (1 УР, 1 ЭР).

До комля сосны куница не дошла. Метраж – 4 *м*. Унитарных реакций – 3. В данном случае, ценность сосны составила 3 реакции, то есть, в связи с сосной, куница совершила 3 элементарные двигательные реакции.

3. Полусгнивший пень сосны, условно именуемый x_6 (табл. 5), является ядром третьей ситуативной единицы поведения лесной куницы. По ходу локомоции куница повернулась резко направо по направлению к пню (u_1, $y_{1.2}$). Затем куница совершила локомоцию широкой двучеткой к пню (u_1, $y_{1.1}$); заход на пень (u_5, $y_{5.1}$); переступание на одном месте на пне (u_5, $y_{5.2}$). Передвижение шагом по пню прямо (u_5, $y_{5.3}$), поворот на поверхности пня налево (u_5, $y_{5.4}$), передвижение по пню шагом (u_5, $y_{5.3}$), возвращение с пня на грунт (u_5, $y_{5.5}$). Метраж – 12 *м*. С пнем всего связано 3 унитарных реакции (u_1, u_1 и u_1) и / или 8 элементарных реакций ($y_{1.2}$, $y_{1.1}$, $y_{5.1}$, $y_{5.2}$, $y_{5.3}$, $y_{5.4}$, $y_{5.3}$, $y_{5.5}$). Ценность этого объекта информационно-знакового поля лесной куницы равна 8.

4. Ствол березы, который формально, в соотвествии с унифицированной классификацией средовых объектов, именуется «дерево» (x_1), вызвал следующую реакцию: куница направилась к комлю березы (u_1, $y_{1.1}$). Метраж – 5 *м*, унитарных реакций – 1, элементарных реакций – 1.

5. Маленький пенек (x_6): куница совершила ориентировку на пенек (u_{18}, $y_{18.1}$), затем повернула налево (u_1, $y_{1.2}$) и пошла к маленькому пеньку (u_1, $y_{1.1}$). Перемена аллюра у пенька (u_2, $y_{2.1}$), затем куница пошла шагом плавно вокруг пенька (u_1, $y_{1.1}$), запрыгнула на пенек (u_5, $y_{5.1}$), совершила ориентировочную реакцию, находясь на пеньке, которой на рисунке не видно (u_{18}, $y_{18.1}$), спрыгнула с пенька, то есть совершила «возвращение на грунт» (u_5, $y_{5.6}$). Итого, куницей пройдено 5 *м*, совершено унитарных реакций – 6, элементарных реакций – 8.

6. Низкий свежий пень сосны (x_6): куница пошла широкой двучеткой к пню (u_1, $y_{2.1}$), сходу – совершила заскок на пень (u_5, $y_{1.1}$), поворот налево (u_5, $y_{5.14}$), шагом топталась на месте (u_5, $y_{5.2}$), оставила экскремент (u_{34}, $y_{34.4}$), совершила прыжок с пня на грунт (u_5, $y_{5.6}$). Итого, 9 *м,* совершено унитарных реакций – 3, элементарных реакций – 7.

7. Муравейник под снегом (x_{21}): забралась обычной двучеткой на муравейник (u_6, $y_{6.1}$), сидит на муравейнике (u_6, $y_{6.2}$), ориентировка в сторону лыжни (u_{18}, $y_{18.1}$), прыжок с муравейника (u_6, $y_{6.5}$), итого 2 *м*. Совершено унитарных реакций – 2, элементарных реакций – 4.

8. Лыжня свежая (x_7): совершила направо поворот к лыжне (u_1, $y_{1.2}$), смена аллюра (u_2, $y_{2.1}$), шагом направилась к лыжне (u_1, $y_{1.1}$), но не дошла до лыжни 1 *м*. Взяла резко влево и двинулась назад от лыжни длинной двучеткой (u_1, $y_{1.2}$)

(u_1, $y_{1.1}$) Итого, пройдено 2 *м*, совершено 2 унитарные реакции – смена аллюра и собственно ход, и 5 элементарных.

9. Муравейник под снегом (x_{21}): ход на муравейник (u_6, $y_{6.1}$), прыжок с него (u_6, $y_{6.5}$). Пройдено 3 *м*. Генерировано куницей: 1 унитарная и 2 элементарных реакции.

10. Сосна большая (x_1): смена аллюра на галоп (u_2, $y_{1.1}$), ход (u_1, $y_{1.1}$), верхняя ориентация на сосну (u_{20}, $y_{20.1}$) и заход на нее (u_8, $y_{8.1}$), прыжок с сосны в снег (u_8, $y_{8.3}$). Итого, 8 *м*. Проявлено реакций: унитарных – 4, элементарных – 5.

11. Сучок, торчащий из-под снега (т. е. «ветка, палка» по унифицированной классификации) (x_{14}): ориентация (u_{18}, $y_{18.1}$), правый поворот (u_1, $y_{1.2}$), ход к сучку галопом (u_1, $y_{1.1}$). Пройдено 3 *м*, проявлено 2 УР, в их составе – 3 ЭР.

12. Лыжня свежая (x_7): смена аллюра (u_2, $y_{2.1}$), затем куница перемещалась шагом к лыжне (u_1, $y_{1.1}$), не дошла до лыжни двух метров. Метраж вытропленной следовой дорожки на этом участке составил 2 *м*; произведено 2 УР и 2 ЭР.

13. Муравейник под снегом (x_{21}): куница «взяла» резко направо по направлению к муравьиной куче, лежащей под снегом (где она уже была) (u_1, $y_{1.2}$), прошла 1 *м* (u_1, $y_{1.1}$), совершила левый поворот (u_1, $y_{1.2}$). Итого, куница прошла 2 *м.* Генерировала 1 УР и 3 ЭР.

14. Лыжня свежая (x_7): направилась шагом к лыжне (u_1, $y_{1.1}$), не дошла до лыжни 1 *м* и резко взяла влево назад (u_{22}, $y_{22.3}$) (1 р.); итого, прошла 1 *м*, 2 УР, 2 ЭР.

15. Сосна (но это уже другое дерево сосны, не то, на которые куница проявляла реакции, описанные в пункте 11) (x_1): направилась к сосне (u_1, $y_{1.1}$); произвела перемену аллюра (u_2, $y_{2.1}$), пошла галопом (u_1, $y_{1.1}$), совершила сходу заскок на сосну (u_8, $y_{8.1}$); итого, прошла 8 *м*, совершила 4 УР и 4 ЭР.

16. Сосна большая (та же, что и в пункте 10) (x_1): грядой (верхом) перешла на другое дерево сосны (u_8, $y_{8.2}$), затаилась на толстой ветке (u_8, $y_{8.4}$); итого, прошла 6 *м,* 1 УР, 2 ЭР.

Таким образом, на рисунке (рис. 7) можно наблюдать следы 16 ситуативно обусловленных единиц поведения. Они представлены 38 унитарными реакциями и / или 63 элементарными реакциями.

Рисунок (рис. 7), на котором изображены описанные выше события, отличаются схематичностью и условностью. В реальности, размеры лесной куницы мельче, а следы на снегу менее заметны. Дифференцируя среду обитания лесной куницы на основании ее собственных поведенческих реакций,

были отмечены следующие классы объектов: копна сена, дерево, пень, муравейник под снегом, свежая лыжня, ветка. Анализируя поведение лесной куницы, показанное на рисунке 7, можно видеть, что особь совершила 5 поворотов вправо и 6 – влево.

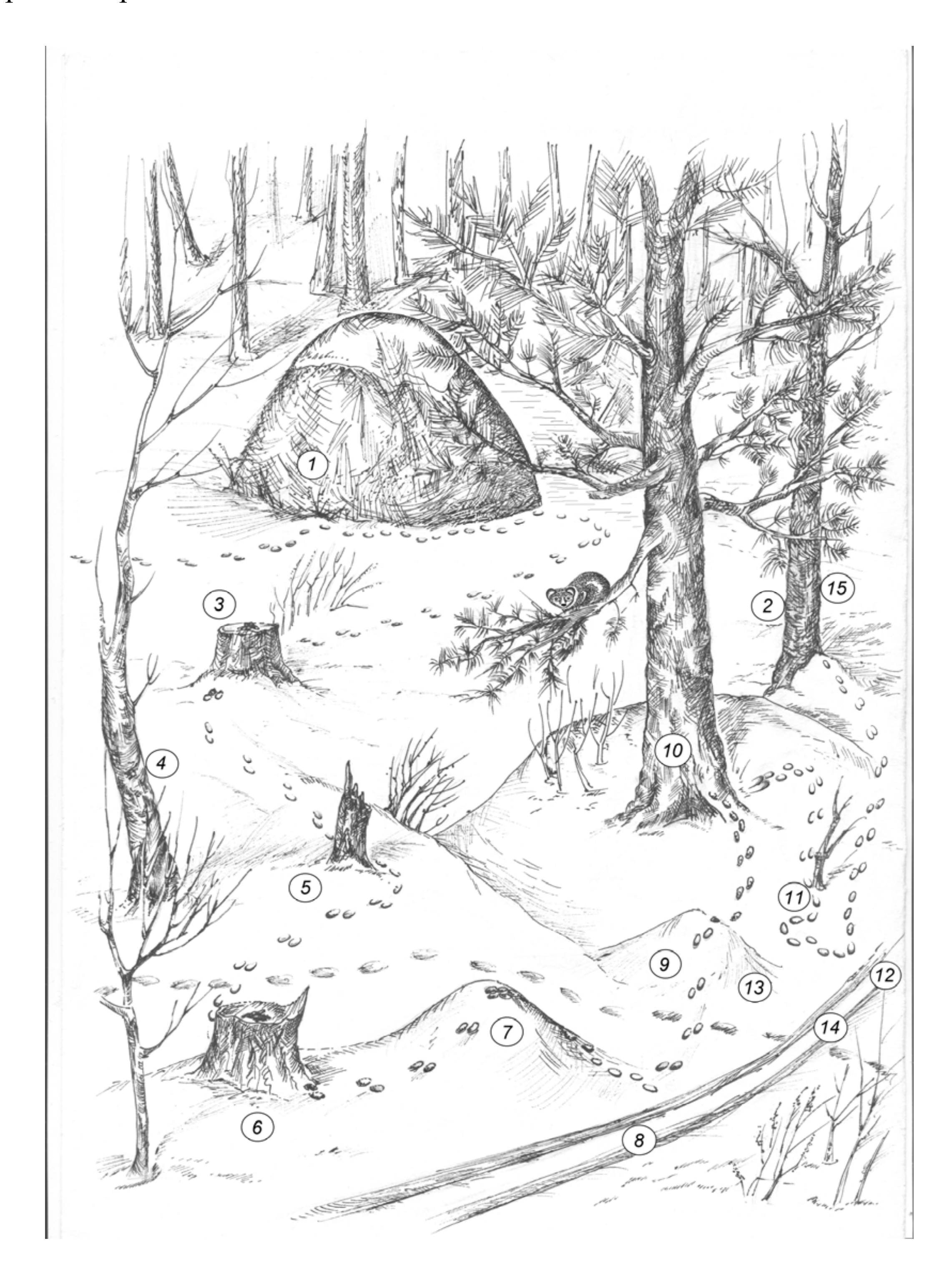


Рис. 7. Следы куницы обыкновенной (пример 1). Окрестности г. Самары. Начало следов – верхняя левая часть рисунка. Общее число объектов, на которые реагировала куница, – 16. Число классов объектов – 6. Число элементарных двигательных реакций – 63. Рисунок Ю. В. Сачковой и И. В. Владимирова (Vladimirova, 2011).

На основании полученных данных можно сделать предварительное предположение, что наблюдение велось за взрослой особью, так как из других наблюдений за поведением лесной куницы известно, что чем старше особь, тем слабее у нее выражена асимметрия движения. У молодых особей лесной куницы и обыкновенной лисицы преобладает левосторонняя асимметрия, а у старых – начинает слегка преобладать правосторонняя (Мозговой и др., 1998).

Судя по тому, что данная особь неохотно «ходит грядой», то есть мало использует деревья для передвижения, можно предположить, что это самец. С другой стороны, «боязнь» лыжни в антропогенной среде обитания – качество самки. Предположение о половой принадлежности особи, приведенное в данном примере, нуждается в дальнейшем уточнении по следам, поскольку лесных куниц обоих полов можно условно разделить по индивидуальному свойству поведения на «верховок» и «низовок», хотя, в целом, передвижение по деревьям больше свойственно самкам. В снежный период года куницы обоих полов чаще, чем летом, «ходят грядой» (Мозговой, 1976). Чтобы определить пол особи лесной куницы, нужно увидеть в нескольких случаях, каким образом мочевая точка этой особи ориентирована относительно отпечатков задних конечностей и объектов, которые при этом маркируются.

Положительной стороной детальных троплений является возможность разносторонней интерпретации выявленных экологических особенностей животных, включая сравнения. Количество элементарных двигательных реакций, проявленных особью на один внешний объект или событие (ценность объекта), так же, как и прочие особенности адаптивного поведения, может быть проанализировано. Этот показатель свидетельствует, с зоопсихологической точки зрения, о степени детализации животным свойств (характеристик) данного объекта. С экологической точки зрения, количество элементарных реакций, проявленных на один объект, свидетельствует о соответствии намерений особи внешним условиям, в частности, о потенциальной возможности данного объекта удовлетворить потребности животного, актуальные на данный момент (Мозговой, Владимирова, 2002; Мозговой, 2005а).

Обычно унитарные реакции, последовательно проявленные лесной куницей на один объект, представляют собой типичные двигательные «ответы» особи на данный класс объектов – реакции, функции которых направлены на выполнение цели, соответствующей текущей функиональной форме активности g_a, а также реакции перемещения возле объекта (u_1, $y_{1.1}$). Иногда особь проявляет только одну унитарную реакцию на объект (одну по количеству), после чего переходит к восприятию следующего объекта, с генерацией двигательного «ответа», соответствующей классу данного объекта. В этом случае наиболее вероятное качество унитарной реакции – перемещение, на

втором месте – реализация цели формы активности (Владимирова, Морозов, 2014).

Воздействие эмоционального состояния на информационные процессы особи может быть понято как работа некоторой функции (Лоули, 1963; Симонов, 1970 и др.), которая в модельных обобщениях, предложенных далее в данной монографии, обозначена буквой Ψ (от слова «психика»). Действие этой функции определяет общее число элементарных реакций, генерированных особью лесной куницы на следовой дорожке определенной протяженности при той или иной форме активности и определенном количестве воспринятых объектов, а также число элементарных реакций, входящих в состав одной унитарной реакции (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Vladimirova, 2011).

Для хищных млекопитающих, проявляющих зимой активность, значимым эмоциональным фактором выступает уровень тревоги (стресса), зависящий от степени антропогенной трансформации среды обитания (Большаков, Корытин, 2012) и плотности популяции (Панов, 2005). Определение и описание этой функции – предмет отдельных исследований (Мозговой, 1982; Мозговой, Окунев, 1983; Фалин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2010). В данной работе, в отношении лесных куниц, выполнено простое перечисление разновидностей элементарных реакций, входящих в состав одной унитарной (табл. 4), а также произведена констатация того факта, что общее число элементарных реакций, проявленных особью на дистанции определенной протяженности при определенной форме активности и средней (или низкой) плотности популяции, прямо пропорционально зависит от интенсивности антропогенной трансформации среды обитания, которая может быть выражена в условных баллах (Розенберг и др., 1993).

В основе количественных аспектов исследования информационных взаимодействий особей и популяций млекопитающих со средой своего обитания лежит дискретизация среды обитания в соответствии с поведенческими реакциями животных, которые они продуцируют в ходе обычной адаптивной активности в естественных биотопах, параллельно с восприятием информации о биотических и абиотических характеристиках среды обитания. Под «дискретизацией» понимается представление какой-либо величины в виде ряда ее отдельных значений в соответствии с определенным правилом, «квантование», деление на порции. Правилом, по которому поток поведения животных разделяется на отрезки, служит информационное взаимодействие особи с внешней средой, продуцирующее ответную двигательную реакцию (или несколько реакций, связанных с одним воспринятым объектом), различимую по следам (Мозговой, 2005а).

Таким образом, наблюдение поведения по следам возможно унифицировать. Сложность заключается в том, что фактические данные,

полученные разными исследователями, оказываются сопоставимыми только при условии знания репертуара поведенческих реакции для животных данного вида. Видоспецифические повадки животных, а также особенности поведения половых и возрастных групп данного вида, также могут быть представлены в обощенной форме, в виде унитарных реакций, организованных в ситуативные единицы поведения. Приспособительные особенности изучаемого вида могут быть выражены не только словами, то есть в аналоговой форме, но и в цифровой форме, в виде формализованных выражений и вероятностных матриц (Владимирова, 2013а; Владимирова, Савинов, 2013, Владимирова, Морозов, 2014).

Методика, похожая на технику детальных троплений, применялась студентом Куйбышевского госуниверситета Игорем Фалиным в середине 1980-х годов. И. В. Фалин изучал информационное поле ежей, наблюдая за ними летом по ночам с фонариком. Оказалось, что через 10 – 15 минут после начала наблюдения животные этого рода перестают реагировать на присуствие исследователя и начинают вести себя естественно.

В качестве еще одного примера формализованных троплений приводится протокол полевых наблюдений следов жизнедеятельности обыкновенной лисицы, пригодный для последующего исследования информационного взаимодействия представителей этого вида хищных млекопитающих с внешней средой. Дополнительно учитываются параметры информационно-знакового поля (Мозговой, 1980, 2005а, Мозговой и др., 1998). Анизотропность информационно-знакового поля равна количеству всех объектов x_q, воспринятых особью, в пересчете на определенную дистанцию следов, (то есть, анизотропность знакового поля равна количеству ситуативных единиц поведения). Величина знакового поля равна количеству классов объектов, воспринятых и отреагированных особью, а напряженность – количеству проявленных ею элементарных реакций y_r.

Участок суточного наследа лисицы обыкновенной пригоден и для определения параметров информационно-знакового поля (рис. 8, табл. 7, рис. 9) (Vladimirova, 2009). Наброски (кроки), сделанные в полевых условиях, упрощают последующий анализ троплений. На карте-схеме тропления отмечаются элементы растительности и микрорельефа, дороги, тропинки, просеки и др. В качестве примера топографического представления полевого материала приведена схема следовой дорожки лисицы (рис. 9), жизнедеятельность которой здесь описана. Север «находится» вверху карты (рис. 9), но внизу рисунка 8.

В полевом журнале была сделана следующая запись:

«Дата и погода: 27 декабря 2004 года. Ясно, солнечно. Накануне выпал свежий снег. Температура: днем –5°С, ночью – до –9°С. Безветренно. Глубина снежного покрова на открытых местах достигает 15 *см*. Снег рыхлый.

Место тропления: пойменное редколесье в Правобережье р. Волги, напротив г. Самары. Дорога на с. Рождествено, склоны берега волжской старицы, поросшие тальником.

Рельеф: изрезанный, крутые спуски к протоке.

Растительность: пойменный лес, произрастающий на дренированных возвышеностях. Отдельно стоящие деревья и кустарник, группы деревьев, поляны.

Встречено следов животных: множество следов врановых птиц.

Ход тропления взрослой особи самца лисицы: след оставлен несколько часов назад. Лисица движется в северо-восточном направлении. Функциональная форма активности – обход индивидуального участка, чередующийся с поисково-пищевым поведением».

Далее достаточно подробно описываются объекты и реакции, отмечается метраж следовой дорожки, соответствующий той или иной элементарной реакции. В ходе первичной обработки полевых материалов тропления заполняется таблица (табл. 7) (Vladimirova, 2009, p. 624 – 626).

Таким образом, при первичной обработке полевых данных, в столбце *анизотропность* записывают, с каким внешним объектом соотносится наблюдаемая элементарная реакция, а в столбце *напряженность* указывают, сколько дискретных элементарных реакций соотносится с объектом, указанным в столбце *анизотропность,* то есть отмечают *ценность* данного объекта**.**

Последовательность воспринятых особью внешних объектов, формирующих знаковые поля, задается не только пространственными характеристиками среды. Эффект, вызвавший реакцию особи, не является результатом простого суммирования сигнальных воздействий, а выступает результатом интеграции восприятий, усложненной «внутренним» настроем животного, его мотивацией, опытом, навыками, физиологическим состоянием и контекстом поведения (Мозговой, 2005а).



Рис. 8. Следы лисицы обыкновенной в Рождественской пойме р. Волги. Следы из верхнего левого угла рисунка. Особь ориентируется на следующие объекты: рогоз, следы вороны (которые не показаны на рисунке, так как очень удалены), лунка во льду, ящик, берег протоки, муравейник, копна, вновь этот же муравейник, и т. д. (см. табл. 7). Общее количество объектов, воспринятых особью – 34; число классов объектов – 27; число элементарных реакций – 98. Длина следовой дорожки – 670 *м*. Рисунок Т. В. Шуйской. (Vladimirova, 2009; Владимирова 2010д)

Таблица 7

Активность лисицы обыкновенной (пойменное правобережье р. Волги)

№	Объект, вызвавший реакцию животного	Разновидности унитарных реакций, реализованных в ходе восприятия данного объекта, с указанием количества элементарных реакций в их составе	Число элементарных реакций, связанных с данным объектом*	Рассто-яние (*м*)
1	Без объекта	Локомоция – 1 (лисица идет «змейкой» по волжской протоке без видимого объекта ориентирования)	1	51
2	Куст рогоза на протоке	Локомоция – 1 (прямолинейное передвижение к кусту рогоза), исследовательская – 1	2	41
3	Следы вороны	Локомоция – 1, поисково-пищевые реакции – 2	3	13
4	Лунка рыбаков	Локомоция – 1, исследов. – 2	3	27
5	Деревянный ящик	Локомоция – 1, исследовательская – 1, маркировка экскрементами (подход к объекту и уринация в виде мочевой точки) – 2 реакции	4	29
6	Берег протоки	Локомоция – 1 (прямолинейное передвижение в направлении берега)	1	43
7	Без объекта	Ход «змейкой», без видимого объекта, ориентирующего движение	1	63
8	Муравейник под снегом	Локомоция (прямо-линейное движение в направлении муравейника)	1	22
9	Копна сена под снегом	Начатая, но не завершенная попытка передвижения по грунту	1	3
10	Муравейник под снегом	Локомоция – 1, маркировочная (мочевая точка) – 2 реакции	3	12
11	Копна сена под снегом	Попытка передвижения	1	3
12	Без объекта	Ход «змейкой», без видимого объекта, ориентирующего движение	1	31
13	Пенек под снегом	Локомоция – 1, исследовательские – 3	4	6

14	Сосна	Локомоция – 2, исследовательские – 3	5	27
15	Старый пень с остатками снега на нем	Попытка передвижения	1	4
16	Пенек без коры	Локомоция – 1, исслед. – 1	2	11
17	Старый пень с остатками снега на нем	Локомоция – 1, исследовательские – 2	3	25
18	Ранее оставленный след лисицы (возможно, свой старый след)	Локомоция – 1, перемещение по следу особи своего вида – 1	2	8
19	Молодая сосна	Локомоция	1	5
20	Остатки сосновых шишек – поеди белки, рассы-панные вокруг ствола)	Поисково-пищевые – 3, попытка перемещения – 1	4	7
21	Ствол дерева под снегом (валежина)	Локомоция – 2, ориентировочная и исследовательская – 2, передвижение к вершине ствола – 1	5	33
22	Копна сена под снегом	Локомоция – 2, ориентировочная и исследовательская – 2	4	19
23	Без объекта	Прямолинейное передвижение, причем лисица пересекает лыжню без реакции	1	47
24	Палка, торчащая из под снега	Локомоция – 1, исследовательская – 1, отдых по ходу локомоции – 1 (сидела)	3	4
25	Лыжня	Начатая, но не завершенная попытка перемещения параллельно лыжне) – 1, поворот почти на 180°, локомо-ция – 2 (идет к лыжне – 1, передвижение по лыжне – 1), попытки передвижения в противоположные стороны – 3	6	21
26	Кусты	Локомоция	1	2
27	Без объекта	Локомоция	1	2
28	Муравейник	Локомоция	1	17
29	Пучок травы	Исследовательская	2	3
30	Муравейник	Локомоция (залезла на вершину	3	3

		муравейника) – 1, ориентировочная – 2		
31	След снегохода	Локомоция – 1, передвижение по следу – 1	2	27
32	Пенек	Маркировочная (мочевая точка) – 2	2	6
33	Упаковка из-под сока	Локомоция – 1, исследовательские – 2	3	12
34	Свой след	Ход по своему следу – 2	2	4
35	Кустик	Локомоция – 1, исследовательская – 1	2	9
36	Свежий сосновый пень	Локомоция – 1, мечение (оставила экскремент на пне) – 3, исследовательские реакции – 2	6	10
37	Без объекта	Локомоция	1	5
38	Следы вороны и ее «покопка» в снегу	Локомоция (идет к следу вороны, затем – парал-лельно следу, поворот на 180° и идет прямо по следу вороны) – 3, делает попытку сойти со следа вороны, ориентируясь на свой след – 1, поисково-пищевые – 2, делает поворот на 180° и возвращается по своему следу – 1	7	6
39	Старый след лисицы (возможно, собственный, ранее оставленный след)	Локомоция – 1, перемещение по следу особи своего вида – 1	2	9
	Общее число объектов (*анизотропность* поля) – 34; число классов объектов (*величина поля*) – 27		Общее число элементарных реакций *(напряженость поля)* – 98	Расстояние – 670 м

* *Ценность* объекта

С другой стороны, успешность достижения полезного результата деятельности (Анохин, 1996) и продолжительность реализации поведенческой активности определенной функциональной формы влияют на восприятие особью тех или иных сигнальных объектов и корректируют дальнейшее поведение. Регистрация поведения в полевом журнале, проведенная с

одновременным учетом показателей информационно-знакового поля (*анизотропности*, *величины* и *напряженности*), позволяет принимать во внимание перечисленные выше факторы по их результату (Мозговой, 2005а).

Ведущим дистантным анализатором для хищных млекопитающих является обоняние (Корытин, 1979; Соколов, Зинкевич, 1986 и др.), тем не менее, на передвижение куньих и псовых влияют, прежде всего, зрительные ориентиры – элементы растительности и микрорельефа, следы другой особи, свои ранее оставленные следы, тропинки и проселочные дороги, а также звуки, доносящиеся из-под сугробов, вспорхнувшая птица, упавший с дерева снег (Орлов, 1970; Мозговой и др., 1998).

Для животных, проявляющих активность в природных биотопах, восприятие зрительных ориентиров, в отличие от ольфакторных, в большей мере свободно от условий погоды (таких, как направление ветра, влажность, температура). Поэтому пахучие метки, как правило, приурочиваются животными к зрительным ориентирам, что в большей мере обеспечивает аккумулятивную (накопительную) информационную функцию природной среды (Корытин, 1979а; Химическая …, 1986 и др.).

Если задача изучения модальности восприятия специально не ставится, то при сборе полевого материала можно специально не разделять оптический и ольфакторный каналы ориентации и коммуникации животных, так как биолог ориентируется на поведенческую реакцию животных, проявленную в ответ на комплексное действие сигналов внешней среды. Но помнить о том, что для млекопитающих запахи играют несравнимо большую роль, чем для людей, при сборе материала необходимо.

Иногда животные не реагируют, судя по их следовой дорожке, на хорошо заметные объекты. Тем не менее, в полевом журнале эти объекты фиксируются (отдельной статьей учета), поскольку бывает так, что через некоторое время причины необычного отсутствия реакции становятся очевидными. Например, реакция отсутствует, если животное в данный момент реализует мотивацию, для которой объекты такого рода не имеют функционального значения (например, встревоженная особь уходит от опасности, игнорируя пищевые объекты или знаки кормового поведения других особей). Также может наблюдаться явление суммации, когда, после нескольких повторений, знаки подпороговой интенсивности становятся сигналами, изменяющими поведение (Мозговой, 2005а).

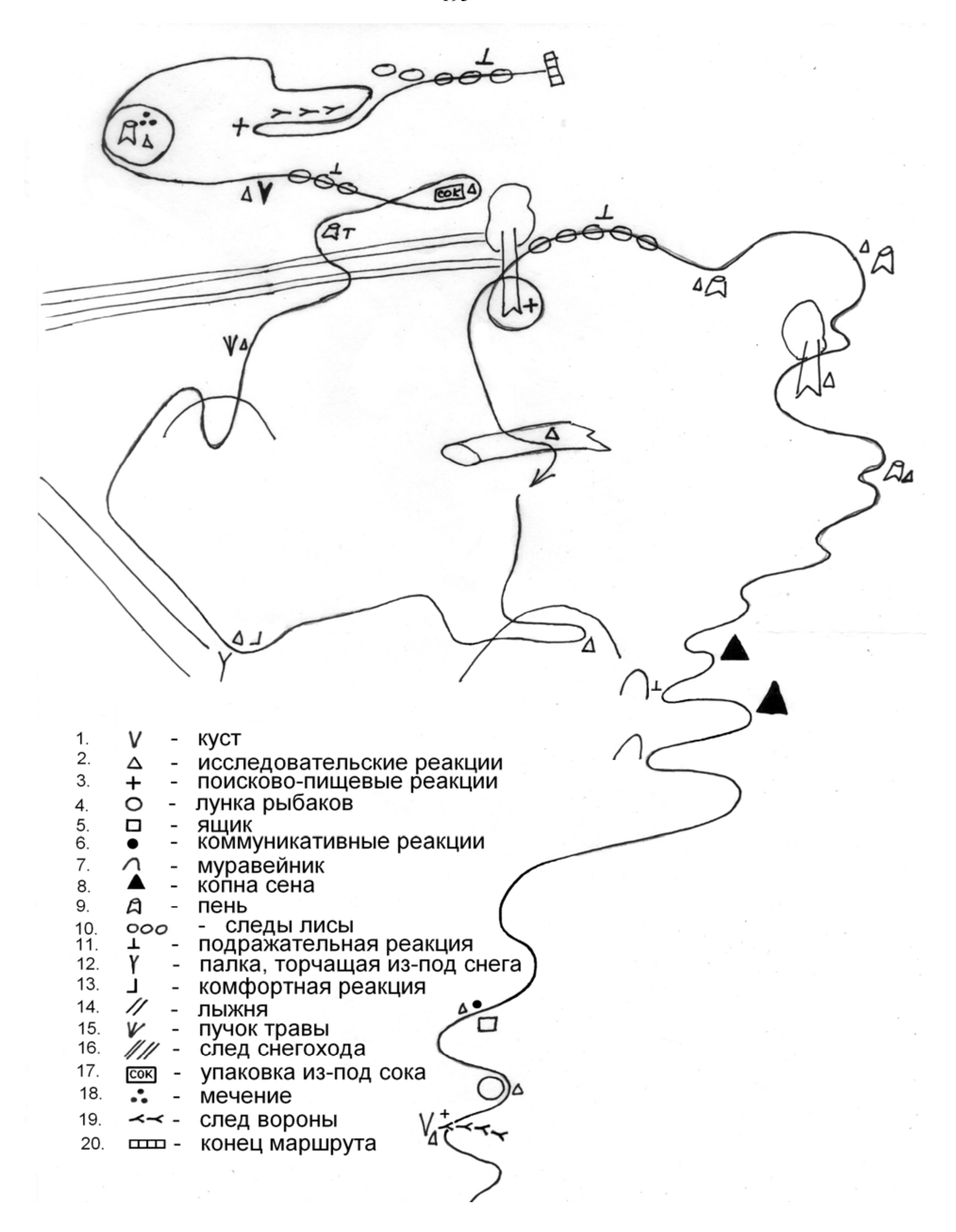


Рис. 9. Схематическая карта (крока) тропления следов жизнедеятельности лисицы обыкновенной, изображенных на рисунке 8 (с поворотом на 180°). Рисунок О. Дмитриенко и Э. Д. Владимировой (Владимирова, 2010д)

«Согласно основным принципам современной этологии, организм в каждый момент времени активно осуществляет обработку внешних стимулов в

соответствии со своим внутренним состоянием» (Гапонов, Простаков, 1998, с. 7). Животные реагируют движением не только на знаковые объекты внешней среды. В ходе детальных троплений фиксируется как имманентная активность, то есть вызванная внутренними причинами, так и сигнальная, инициированная восприятием внешних стимулов. Животное также может проявить активность, вызванную нераспознанными на данный момент времени причинами, которая будет ошибочно классифицирована исследователем как имманентная активность или ориентировочная реакция. Здесь нужен опыт (допускается некоторая погрешность результата, которая неизбежна при использовании любых, даже самых совершенных методик). Имманентная (и нераспознанная) формы активности при работе по данной методике учитываются только в описательном аспекте, а сигнальная – еще и в причинно-следственном. В параметрах *анизотропность* и *величина* знакового поля метод детальных троплений «улавливает» только сигнальную активность, особенно при ориентировочном и территориальном поведении, а в параметре *напряженность* – всю, имманентную и сигнальную. (До предложения В. Г. Монаховым (ИЭРиЖ Уро РАН) термина «имманентная активность», для поведенческих реакций животных несигнальной природы, использовался менее удачный термин «автохтонная активность»).

В своей знаменитой книге «Спутник следопыта», А.Н. Формозов писал: «Каждая лента следов зверька на снегу или бегающей наземной птицы – это очень совершенное, точно запротоколированное описание их жизни за определённый отрезок времени. Необходимо научиться читать эту «запись» и переносить ее на страницы полевого дневника, шаг за шагом восстанавливая по отдельным штрихам всю цепь запечатленных следом событий»» (Формозов, 1959, с. 5). Задача зоолога состоит в том, чтобы адекватно отразить такие «протоколы» в своих полевых записях и сделать их доступными для сравнительного анализа. Это достигается унифицированием процесса наблюдения, прежде всего, дифференцировкой элементарных двигательных реакций – небольших частей однотипного поведения, складывающихся в видовой паттерн. Данную элементарную реакцию можно распознать постольку, поскольку она поддается визуальной и функциональной дифференцировке от предыдущей к последующей реакции по следам животного. (Некоторыми исследователями проблема определения «естественных мельчайших единиц поведения» (Баскин, 1976, с. 7), имеющая давнюю историю, была признана неподдающейся разрешению, наряду с проблемой количественного учета поведенческих реакций)**.**

Сложности унификации даже простейших единиц поведения иллюстрируются цитатой, взятой из работы московского этолога д. б. н. Л. М. Баскина (1976, с. 7 – 8). Он пишет: «Коль скоро мы не можем сопоставить поведение (измерить, описать его) с какими-либо другими явлениями и, если

оно, наоборот, само служит их мерой, то необходимо найти метод анализа, т. е. выделения по какому-то принципу элементов поведения, с тем чтобы вести в дальнейшем их сравнение, систематизацию и т. д. При этом возникает проблема единицы оценки поведения, которая позволила бы унифицировать анализ в различных ситуациях. Приходится отказываться от надежды найти естественную мельчайшую единицу поведения. Любой поведенческий акт сложен. Даже классический слюнный рефлекс у собаки, как отмечает П. К. Анохин (1968), сопровождается движением к пище, изменением дыхательной функции и сердечной деятельности, включением секреторной и моторной функции кишечника, активизированием функции гормональных аппаратов и т. д. Приходится принимать в качестве единичного достаточно сложный фрагмент поведения, который, однако, мог бы одинаково и независимо выделяться всеми исследователями. Понятно, что этот путь анализа лишает нас возможности отделить процессы наблюдения и обработки данных. Уже в начальный момент исследования мы должны вести обобщение фактов, объединяя их по какому-то принципу. Характерны слова, которыми Хайнд (Hinde, 1966) открывает свою книгу: «В тот момент, когда мы начинаем наблюдать поведение, мы начинаем абстрагировать». Л. В. Крушинский (1960) предложил выделять «унитарные реакции» (от лат. *unitas* – единство, одно целое), которые он определяет как целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не строго фиксировано. Этот акт поведения направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения. Следовательно, и здесь структура поведения берется за основу, однако отмечается выполнение одиночного приспособительного действия. Среди исследователей поведения все более широкое распространение получает термин «образец поведения». Скотт и Фуллер (Scott, Fuller, 1965) пишут: «Образцом поведения мы называем единственную в своем роде (особенную) и независимую часть поведения, имеющую сложную адаптивную функцию. Это может быть простой рефлекс, подобный рефлексу почесывания, или это может быть частица волевого поведения, подобного обнюхиванию носом другой собаки». Как мы видим, за единицу поведения берется такая его часть, которая имеет собственную адаптивную функцию. Структура же поведения (состав реакций) имеет второе по счету значение» (Баскин, 1976, с. 7 – 8).

Для правильной обработки полевых данных одного полевого опыта троплений, конечно, недостаточно. В деле освоения техники детальных троплений полезыми смогут оказаться следующие работы: «Адаптация животных к зимним условиям», 1980; Аристов, Барышников, 2001; Бакеев, 1959; Большаков, Кубанцев, 1984; Большаков и др., 2001; Вайсфельд, 1972, 1985; Винокуров, 1986; Владышевский, 1980; Гайдарь, 1979; Гептнер и др.,

1967; Горшков, Зарипов, 1969; Граков, 1973; Данилов, 1959; Елизаров, 1970; Жмуд, 1983; Зворыкин, 2006; Злобин, 1972, 1979; Ивантер, 1979; Издебский, 1979; Корытин, 1979, 1986; Кукарцев, 1981, Лосев, 1967; Львов, 1979; Мануш, 2002; Матюшкин, 2000; Михеев, 2002; Мозговой, 1976; «Мотивы поведения животных», 1971; Насимович, 1955; Наумов, 1963; Никольский и др., 1975, 2000; Новиков, 1959, 1981; Обтемперанский, 1959; Огнев, 1962; Оленев и др., 1970; Плешак, 1988; Приклонский, 1981; Рожнов 1990; Рощевский, 1978; Самарский и др., 1979; Сафронов, Аникин, 2000; Сержанин, 1973; Слудский, 1964; Соколов, Кузнецов, 1978; Соколов, Рожнов, 1979; Соколов, Чернова, 2001; Соломатин, 1979; Соломин, 1979; Терновский, 1977; Терновский, Терновская, 1994; Уильямсон, 1979; Фалин, 1986; Формозов, 1990; Харченко, 2000; «Химическая коммуникация животных», 1986; Чиркова, 1955, 1967а, 1967б; Шилов, 1977; Шубин, 1978; Эрнандес-Бланко и др., 2005; Юдин, 1986; Юргенсон, 1968; Яскин, 1970; Krohn et al., 1997; Sebeok, 2001; Uexkull, 2001 и др.

Методом детальных троплений, в течение светлого времени суток в январе, можно «вытропить» около полутора километров следов куницы, горностая, ласки, зайца или белки. Если животные крупнее, то протяженность следов, вытропленных за один день детально, может быть длиннее: 3 *км* и больше для лисицы, енотовидной собаки, кабана, косули, лося. Иногда обстоятельства позволяют довести эту величину до 5 *км*, в зависимости от размеров изучаемых животных и доминирующих типов их поведенческой активности (Мозговой, 2005а). Традиционный метод троплений следов не так высоко информативен в эколого-этологическом отношении, как метод детальных троплений, но он в десятки раз продуктивнее по дистанции «вытропленных» следов. Наибольший эффект (в плане получения полевого материала, пригодного для научного анализа) дает комбинирование обоих вариантов, которые применяются в зависимости от поставленной задачи.

Собранные полевые данные переписываются в журнал в форме, позволяющей проводить первичную обработку материала. Сплошная текстовая запись делается на правой стороне листа, а на левой его половине выписываются объекты, на которые отреагировало животное, разновидности унитарных и элементарных реакций, число элементарных реакций, порядок развертывания ситуативных единиц поведения, инициированных восприятием данного объекта (точнее, инициированных восприятием знаковой информации, «закодированной» в данном объекте). Здесь же фиксируется метраж тропления. Таким образом, на одном листе оказываются представленными и исходные полевые данные, и структурные составляющие поведения (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2010г).

Пример записи из полевого дневника приведен ниже. Протокол условий сбора полевого материала приведен в начале этого параграфа (тропление было

проведено 10 декабря 1999 г.) В правом столбце таблицы (табл. 8) дано детальное описание тропления, в левом – названия классов объектов и разновидностей унитарных реакций, которые были проявлены вытрапливаемой особью при восприятии объектов данных классов. Галочками (VV) обозначены элементарные реакции, проявленные куницей и входящие в состав унитарных, иногда – без их детального именования.

Таблица 8

Полевые записи первичных материалов тропления ювенильной самки лесной куницы

Объекты, унитарные реакции* и дистанция (метраж)	Детальное описание тропления
Пень: ход V; переступание на месте V; ориентировочная реакция VVV. Тропа: ход V. Без объекта: ход V. Метраж – 4 *м*, элементарных реакций – 7, объектов – 3.	1. След лесной куницы обнаружен в 11 ч., в 1 *км* от пионерлагеря «Салют», возле спортивной тропы. Куница прошла двухчеткой к пню, расположенному у тропы, 1 *м* (средняя длина прыжков данной особи – 25 – 30 *см*). У пня куница переступала на одном месте (топталась), затем совершила три ориентировочные реакции. После этого куница прошла шагом к тропе на расстояние 1 *м*, спокойно пересекла тропу, не проявив никаких реакций на тропу, и прошла еще по прямой 2 *м*.
Пучок древесного подроста: смена хода V. Куст: ход V; отдых по ходу локомоции V; ор. р. V. Пучок древесного подроста: ход (поворот налево) V; ход V; переступ. на месте V; ор. р. VV; поворот направо, налево, ход VVV. Куст: начатая, но не заверш. попытка передвижения по грунту V; ход V. Выверт: ход V. Следы полевок: ход (поворот налево) V; поисково-пищевая реакция VVV; ход V. Без объекта: ход V. Пенек: ход (поворот налево, ход) VV; ор. р. V. Пучок травы: ход V; перемена ведущей пары лап V; исследоват. реакция VV. Дерево: ход V.	2. За тропой куница прошла на восток двухчеткой (левая лапа впереди) 5 *м* по направлению к пучку древесного подроста (клены), но до него не дошла. Далее направилась к кусту мимо пучка 9 *м*, под кустом сидела, проявила ориентировочную реакцию. Совершила поворот налево и прошла 4 *м* к пучку молодых кленов. Топталась под ними, проявила 2 ориентировочные реакции, сделала поворот направо, поворот налево, и прошла 1 *м* под пучок шагом. После чего куница совершила попытку передвижения к кусту 0,5 *м*, но вернулась в прежнюю позицию и пошла первоначальном направлении 1 *м*. Дальше пошла шагом, по ходу виляя, 4 *м* к корням упавшего дерева (выверту). Сделала попытку подойти к выверту прямо, но затем повернула налево к следам полевок. Затем куница прошла 0,5 *м* слева вдоль тропы полевок, совершила поисково-пищевую реакцию (остановка, обнюхивание, покопка) на эту тропу и прошла шагом далее вдоль тропы полевок 1 *м*. Далее куница сошла с тропы полевок и прошла шагом 1,5 *м* по прямой, но затем свернула налево и прошла к пеньку 2 *м*. Сделала одну ориентировочную реакцию

Метраж – 38 *м*, р. – 29, об. – 10.	около пенька 0,5 *м*. Далее прошла двухчеткой (правая пара лап впереди, затем – левая) 4 *м* к пучку травы под кустом, сделала две исследовательские реакции и прошла, виляя, двухчеткой 4 *м* к дереву.
Валежина: ход V; ор. р. V; иссл. р. V. Следы лося: ход V. Пучок др. подроста: ход V. Пучок др. подроста: поворот, ход VV; переступание на месте V; ор. р. V. Следы землеройки: ор. р. V; поворот, ход VV; не заверш. попытка передвижения V. Следы зайца-беляка: поворот, ход VV. Валежина: поворот V. Следы полевки: ход V. Пучок др. подроста: ход V. Метраж – 21 *м*, р. – 18, об. – 10.	3. Куница прошла мимо дерева и далее прошла 2 *м* до валежины, виляя, вдоль следа землеройки. У валежины куница топталась, сделала ориентировочную и исследовательскую реакции, и прошла к следам лося на расстояние 1 *м*. По тропе лося прошла 4 *м* к пучку молодых деревьев и от них резко свернула влево. Виляя, куница прошла еще 4 *м* до другому пучку молодых деревьев, там топталась. Совершив 2 ориентировочные реакции, резко свернула вправо, прошла 2 *м* до следовой дорожки землеройки. Сделала попытку передвижения по тропе, но затем свернула от тропы вправо, к следу зайца-беляка на 0,5 *м*. Затем куница прошла 0,5 *м* по этому следу, резко свернула влево к валежнику, пройдя при этом 4 *м*, виляя, до следа полевки. После чего куница прошла к пучку молодых деревьев на расстояние 3 *м* и миновала их.
Посорка дятла: ход V. Без объекта: смена хода V; ход, лево, право VVV. Следы полевки: ход V; ор. р. VV; ход V; поиск.-пищ. VVVVV. Без объекта: попытка хода V. Валежина: ход V; отдых по ходу локомоции V; ор. р. V; ход V. Без объекта: ход V. Пучок др. подроста: ход направо V. Без объекта: ход V; ор. р. VV; ход V; перемена хода V; ход V. Метр. – 26 *м*, р. – 27, об. – 8.	4. Куница прошла 1 *м* шагом под дерево с «посоркой» дятла, далее прошла 6 *м* двухчеткой, сделала попытку передвижения налево, но затем – свернула направо. Прошла 2 *м* к следу полевки, находящемуся под деревом, совершила две ориентировочные реакции, прошла прямо 2 *м*, сделала покопку, поймала и съела грызуна, совершив при этом 3 пищевые реакции. После чего куница сделала попытку передвижения направо, после чего прошла налево к валежине 3 *м*. Возле валежины куница сидела, потом совершила одну ориентировочную реакцию, и прошла 1 *м*. Затем куница прошла резко направо 5 *м* к пучку молодых деревьев со следом желтогорлой мыши, находящемся под ними. После этого куница прошла 1 *м*, совершила две ориентировочные реакции и прошла далее шагом на расстояние 1 *м*. Затем куница прошла двухчеткой мимо группы сухих деревьев 4 *м* (левая лапа впереди).
Дерево: ход V; ор. р. VV; ход V. Дерево: смена хода V; ход лево V. Дерево: ход V; право V. След лося: ход, ориентировка	5. Далее куница прошла 6,5 *м*, виляя, к большому дубу, совершила две ориентировочные реакции и далее прошла шагом 4 *м*. После этого куница пошла левее двухчеткой (правая лапа впереди), 4 *м*, по направлению к клену. Не дойдя до клена, куница прошла направо мимо клена 2 *м* к

на след, поворот, ход VVVV. Пучок др. подроста: ход V; попытка хода V; направо и ход VV. Дерево: смена хода V; ход V; переступание на месте V; ориентир. р. V. Валежина: ход V; заход на валежину V; возвращение на грунт V. Дерево: поворот, ход, ор. р. VVV. Свой след: поворот, ориентация на след, ход VVV. Без объекта: право, ход, ход VV. Метраж – 49 *м*, р. – 31, об. – 10.	другому дереву клена, прошла мимо второго клена и вновь двинулась двухчеткой правее. Затем куница прошла до следа лося на расстояние 3 *м*. Перемещаясь по следу лося, куница свернула направо и далее прошла прямо по следу лося 5 *м*. Со следа лося куница свернула и прошла шагом 2 *м* – налево, к пучку молодых деревьев. Под ними куница сделала попытку пойти налево, после чего свернула направо и прошла шагом на расстояние 0,5 *м*. Затем куница прошла 3 *м* к дереву двухчеткой. Под деревом куница топталась, совершила ориентировочную реакцию и прошла шагом 1 *м*, по направлению к валежине. По валежине лесная куница прошла 3 *м*, спрыгнула на заснеженный грунт, свернула налево и прошла двухчеткой 3 *м,* до дерева. Под ним куница сделала одну ориентировочную реакцию. После чего куница развернулась на 180° и прошла 4 *м* вдоль своего свежего следа. Затем куница «взяла» правее и прошла 4 *м*, слегка виляя. После чего куница пересекла старый след лисицы без проявления каких-либо поведенческих реакций и прошла в том же направлении еще 4 *м*.
Дерево: ход V. Валежина: ход V; попытка хода V; поворот направо V. Дерево: ход V; переступание на месте V; ориентир. р. VVV. Дерево: смена хода V; ход V; ориентация на дерево V. Валежина: ход V; ор. р. V; ход V; заход на валежину V; ход V. Заросли кустарников: ход V; переступание на месте V; исслед. р. VV. Пучок др. подроста: поворот право V; ход V. Дерево: поворот лево, ход VV; переступание на месте V; поиск.-пищ. VVV. Дерево: поворот право, ход VV. Метраж – 32,5 *м*, р. – 31, об. – 10.	6. Затем куница прошла к дереву 1 *м*, минула его и прошла на расстояние 4 *м,* виляя, к валежине. Совершила попытку передвижения прямо, но обошла вокруг валежины направо и пошла назад 4 *м* до дерева. Топталась вокруг дерева 1 *м,* совершив при этом три ориентировочные реакции. Затем, шагом, прошла 1 *м* к другому дереву, обошла вокруг него, пройдя при этом 2 *м,* и затем прошла по направлению к валежине на расстояние 2 *м.* Затем куница совершила под валежиной ориентировочную реакцию, пройдя при этом на расстояние 2 *м*. После чего куница поднялась на валежину и прошла верхом по валежине к верхушкам плотно растущих кустарников, захламленных растительным мустором, 6 *м*, виляя. Здесь куница переступала на месте (топталась), после чего совершила две исследовательские реакции. Затем куница свернула направо, прошла шагом на расстояние 5 *м* до пучка молодых деревьев, свернула налево, прошла 3 *м* к одиночно произрастающему дереву и топталась под ним, затем совершила три поисково-пищевые реакции. Затем куница резко свернула направо к дереву, находящемуся в 1,5 *м* от нее.

Без объекта: ход направо V. Пень: ход V; остановка VV. Валежина: перемена ведущей пары лап V; ход V. Без объекта: ход V; попытка хода направо V. Дерево: поворот лево, ход VV. Следы мышей: ход V; поиск.-пищ. VV; ход V. Пучок др. подроста: поворот лево, ход VV. Дерево: ход, поворот VV; попытка хода V; ход V. Следы полевок: отдых V; ориентация на следы V; попытка хода V; поиск.-пищ. р. VV. Пучок бурьяна: ход V; поиск.-пищевая реакция VV. Куст: ход V. Без объекта: ход V. Метраж – 39,5 *м*, р. – 30, об. – 12.	7. От дерева куница прошла полукругом 5 *м* – сначала вправо, затем влево, к пеньку. У пенька куница остановилась и далее со сменой лап прошла 2 *м* к валежине. Прошла через валежину на расстояние 4 *м,* сделала попытку передвижения направо, но в результате пошла прямо, виляя, 5 *м* к дереву. Затем куница прошла мимо дерева и двинулась далее к следам мышей, пройдя расстояние, равное 1,5 *м.* У мышиной тропы куница совершила поисково-пищевую реакцию и прошла 2 *м* дальше. Затем куница повернула налево к пучку молодых деревьев и прошла 9 *м*, виляя. После чего куница пересекла старый след лося (без проявления каких-либо реакций) и далее прошла 4 *м* к дереву. У дерева куница повернула вправо, но затем сделала попытку передвижения обратно к дереву, и в результате прошла прямо на расстояние 2 *м.* Затем куница остановилась около следов полевок, сделала попытку пойти направо по следам, совершила поисково-пищевую реакцию и двинулась на расстояние 0,5 *м* к пучку бурьяна. Сделала поисково-пищевую реакцию, прошла прямо к кусту на расстояние 3,5 *м,* прошла мимо кустика и двинулась далее на расстояние 0,5 *м.*
Пучок др. подроста: ход, отдых, попытка хода VVV. След лося: поворот право, ход, переступание, иссл. р., мочев. точка, ход VVVVVVVV. Валежина: поворот лево, ход, ход (прыжок) VVV. Дерево: переступание, тергоровая р. VVVVVVVV. След лося: ход, исслед., попытка хода VVVVV. Дерево: поворот лево, ход, ориентация, ход VVVV. Валежина: ход, прыжок VV. Дерево: ход, переступание, ориент. VVVV. След лося: ход, исслед., мочев. мочка VVVV. Пучок др. подроста: поворот право, ход VV. Нора грызунов: поворот лево,	8. Куница прошла 2 *м* к пучку деревьев, под ним сидела, совершила попытку передвижения налево, но прошла вправо на 2 *м* до следа лося, топталась, совершив две исследовательские реакции. Оставила мочевую точку и прошла прямо, затем, полукругом, прошла левее 3 *м* до валежины. Перепрыгнула через валежину и прошла еще 3 *м* до дуба. Под дубом куница топталась, валялась на грунте, совершив при этом семь комфортных реакций, и прошла далее двухчеткой, виляя (правая пара лапок впереди), до свежего следа лося. Сделала три исследовательские реакции, совершила попытку передвижения резко вправо, но прошла влево до дерева 3 *м.* Обошла его, пройдя 1 *м*, и, виляя, прошла 7 *м* до валежины. Через валежину куница прошла далее 3 *м* до дерева, топталась под ним, сделала 2 ориентировочные реакции, прошла 0,5 *м* до свежего следа лося. Здесь совершила исследовательскую реакцию, оставила мочевую точку и прошла полукругом правее 4 *м*, до пучка деревьев. Затем

ход VV, поис.-пищ. VV. Куст: поворот право, ход VV. Следы полевок: поисково-пищевые реакции VV. Пучок др. подроста: поворот право, ход VV. Площадь, вскопанная кабаном: ход V. Метраж – 46 *м*, р. – 54, об. – 15.	куница прошла 1 *м* налево от пучка деревьев до норы грызунов. У норы грызунов куница осуществила две поисково-пищевые реакции. После этого куница резко свернула направо, прошла 4,5 *м* до сухого куста с тропой полевок под ним, совершила две поисково-пищевые реакции, повернула направо и прошла далее 2 *м* до пучка молодых деревьев. Далее, в 10 *м* впереди, находилась площадка грунта, вскопанная кабаном.

* Галочкой (v) обозначено наличие одной элементарной реакции в составе унитарной; vv – вытрапливаемая особь проявила две элементарные реакции и т. д.

Итого, было вытроплено 256 *м* следов ювенильной самки лесной куницы. Для удобства текущих расчетов дистанция следов была условно разбита на 8 участков. На всей дистанции куница проявила 227 элементарных двигательных реакций на 78 объект внешней среды, включая в перечень объектов опцию «без объекта», причем различных классов объектов было воспринято куницей – 25. Ценность одного объекта, усредненная на каждом из 8 участков, составила от 1,8 до 3,3 элементарных реакций на один объект. Повышенная ценность одного объекта (3,3 р. / об.) наблюдалась на четвертом участке, который был пройден куницей после восприятия потенциально кормовых объектов: следов землеройки, зайца беляка, следов полевок (дважды).

Подытоживая материал второй главы, есть смысл повторить его основные положения, существенные для понимания методики и методологии детальных троплений следов жизнедеятельности млекопитающих. Даже первый этап детальных троплений представляет собой причинно-следственный анализ наблюдаемой картины поведения. Выявляют функциональную форму активности и соотносят воспринятые особью классы объекты с разновидностями проявленных реакций[27]. Определение качества, или классовой принадлежности объекта, представляет собой анализ мотивации животного, то есть поиск ответа на вопрос, какая функциональная форма поведения здесь реализовалась. К. Э. Фабри пишет в связи с этим: «...психологический анализ форм двигательной активности животных, структуры их действий, актов их

[27] Если наблюдают элементарную реакцию, которую нельзя соотнести с объектом или событием внешней среды, инициировавшим ее, то в полевом дневнике отмечают: «реакция проявлена особью без восприятия конкретного объекта» (кратко – «без объекта»). В этом случае реакцию, распознавание которой включено в анализ следовой дорожки, фиксируют, но немедленного ответа на вопрос о причинах появления в поведении данного элемента не дают.

поведения, направленных на отдельные компоненты среды, дает четкое представление о тех или иных психических качествах и процессах» (Фабри, 1976, с. 16). Это значит, что при правильно организованном наблюдении и анализе двигательной активности животного в естественных условиях, адекватном поставленной задаче, можно судить и о мотивации наблюдаемого поведения.

При сборе материала методом троплений следов жизнедеятельности зверей остро встает проблема объективности учитываемых данных и воспроизводимости процедур их получения. А. М. Нахушев, в книге «Уравнения математической биологии», сообщает: «Исходные данные (или входные данные) определяются обычно из опыта и поэтому не могут быть найдены абсолютно точно. Всегда неизбежна некоторая погрешность в исходных данных. Эта, пусть даже малая, погрешность очевидно, будет сказываться и на решении, и не всегда погрешность в решении окажется в свою очередь малой» (Нахушев, 1995, с. 144). Проблема сбора данных при работе предложенным здесь методом обостряется тем, что при детальных троплениях нет возможности отделить процесс сбора данных от процесса анализа наблюдаемых явлений. Тем не менее, этот факт не свидетельствует о том, что у зоолога, ведущего сбор полевого материала в естественных условиях, нет возможности организовать сбор полевого материала объективно, а также получить унифицированные входные данные, классифицированные в соотвествие со свойствами реальности, существенными для решения экологических задач.

Для макисмальной объективизации троплений должен выполняться ряд условий. Во-первых, необходимо выяснить, какие факторы среды обитания и состояния особи в большей степени влияют на реализацию ее поведения, и в каких причинно-следственных отношениях они находятся (т. е. необходимо создать модель процесса поведения, связывающую феномены, наблюдаемые при троплениях). Во-вторых, необходимо составить каталоги показателей, учитываемых при троплениях, – так, чтобы они адекватно отражали сходство и разнообразие наблюдаемых единичных феноменов. Для этого необходим опыт троплений, то есть, составление каталогов, включающих унфицированные входные данные, предваряется изучением экологических особенностей вида и характеристик биотопов обитания. Выше названные условия были приняты автором данной монографии в качестве руководства к действию.

В результате анализа литературы (Крушинский, 1960; Хайнд, 1975; Баскин, 1976; Соколов, Кузнецов, 1978; Мозговой, Розенберг, 1992; Симонов, 1992; Фабри, 1993; Соколов Е. Н., 1997, 2003; Наатанен, 1998; Александров и др., 2007 и др.) и проделанной практической работы (Vladimirova, 2011; Владимирова, 2012в; Владимирова, Морозов, 2014 и др.) было выявлено, что важнейшими детерминантами поведения, которые могут быть учтены в ходе

троплений, являются следующие феномены: 1) актуальная биологическая потребность, мотивирующая особь на реализацию определенной функциональной формы активности; 2) классы объектов среды обитания; 3) унифицированные состояния особи[28], о которых в этологических исследованиях принято судить по проявленным поведенческим реакциям. При комплексном учете этих феноменов метод тропления становится действенным инструментом исследования различных аспектов взаимодействия животных со средой обитания.

[28] Имеются в виду состояния особи, отличающиеся от функциональной формы проявляемой ею активности, которая учитывается в п. 1.

ГЛАВА 3

ИНФОРМАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ОСОБЕЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ

3. Введение

Задача, поставленная в третьей главе – выявить и исследовать закономерности, связывающие явления внешней среды с поведением млекопитающих, которые к ней приспосабливаются. В соответствии с этологической методологией, воздействие среды на животных изучается опосредованно, на основе анализа поведенческих реакций приспосабливающихся особей (Tinbergen, 1963; Кендел, 1980; Immelmann, 1980; Hinde, 1982; Burkhardt, 1990 и др.). Внимание при этом уделяется информации о состоянии среды обитания, полученной животными. О получении такой информации свидетельствуют двигательные реакции особи (Watson, 1930; Uexkull, 1957; Фабри, 1978; Мозговой, 1980, 2005а; Alcock, 2013 и др.).

В исследовании учитывались показатели поведения, унифицированные в соответствии с двумя основными принципами. Во-первых, были приняты во внимание возможности метода троплений (Владимирова, 2012в, 2012г), во-вторых, – представления о функциональном взаимодействии подсистем организма (Коган, Чораян, 1970; Анохин, 1978а, 1978в; Швырков, 1978; Дубровинская, 1985; Данилова, 1992; Роуз, 1995; Измайлов, Черноризов, 2011 и др.) и их влиянии на поведение (Натишвили, 1987; Соколов Е. Н., 1993, 1996, 1997; Физиология…, 2000; Батуев, 1991; Нуркова, 2006; Владимирова, 2010ж, 2010л и др.). Также учитывались единицы внешней информации, предположительно воспринятые вытрапливаемой особью и классифицированные по определенному стандарту (Владимирова, 2012в). При классификации учитывались функциональные возможности этих объектов (Владимирова, Мозговой, 2006а, 2007а), входящих в состав умвельта (Кашкаров, 1928; Uexkull, 1909, 2001).

Модельный подход, при котором дискретизируются «входные» объекты и «выходные» реакции, проявленные особью для достижения лучшего приспособления, не нов для науки (Watson, 1930; Tolman, 1932; Цетлин, 1963, 1969; Мейтус, 1970 и др.). Инновация автора этой монографии заключается, во-первых, в разработке формализма, позволяющего описывать поведение животных на основе материалов зимних троплений (Владимирова, Мозговой, 2006б; Владимирова, 2010в, 2011а, 2012в; Владимирова, Морозов, 2014), и, во-вторых, в создании, с помощью этого формализма, ряда моделей «событий и отношений, имеющих место в эмпирическом мире» (используя выражение

зоопсихолога Гарвардского университета С. С. Стивенса, 1960, с. 19) (Владимирова, 2013б, 2013в; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Ситникова, 2014). В соответствии с традиционными целями экологического исследования, систематизация, анализ и осмысление результатов, полученных при троплениях, положены в основу данной работы.

Переход от наименований к числам (или, иными словами, от качеств к величинам) – наиболее «уязвимая» часть когнитивной схемы естественнонаучного исследования, в котором применяется математическое моделирование (Орлов, 2004; Шлезингер, Главач, 2004 и др.). Модель должна быть обоснованной (Месарович, Такахара, 1978 и др.). Этому способствует предварительное описание наблюдаемых событий и установление их существенных признаков (Мышкис, 1992 и др.).

Крупнейший эколог XX века С. С. Шварц, в связи с исследованием комплекса средовых воздействий на особь, писал о том, что «экология остается одной из немногих наук, в которых описательные методы исследования продолжают играть ведущую роль» (Шварц, 1967в, с. 5). Значительная часть данной работы представляет собой эмпирическое описание поведения животных, с обоснованием правил, по которым объектам и событиям, имеющим отношение к процессу адаптивного поведения, были приписаны унифицированные формальные выражения.

В современной теории познания «на месте классификации внешних признаков по тождествам и различиям выявляется ранее скрытое и загадочное явление – «жизнь» (Автономова, 1994, с. 15). Классификация объектов и событий[29] должна быть «естественной», то есть показывающей особенности «неповторимого индивидуального опыта» сквозь призму «общезначимых» проблем выживания (Автономова, 1994, с. 9, 15). «Признак нельзя установить на основе отношения видимого к самому себе; признак, как таковой, является лишь видимой точкой сложной иерархической организации, в которой ведущая и определяющая роль принадлежит функции. В доступных наблюдению структурах признак важен не потому, что часто встречается; напротив, признак часто встречается потому, что он функционально важен» (Фуко, 1994, с. 254).

Сложность категоризации феноменов из области психобиологии, зоопсихологии и этологии заключается в том, что «смысловые аспекты природного явления с трудом поддаются репрезентации математическими формулами» (Стивенс, 1960, с. 23). Точная классификация объектов и событий, которые учитываются при троплениях, – непременное условие объективности этого метода. Не менее важной представляется смысловая значимость различительных признаков, на которых построена классификация явлений,

[29] К «событиям», в частности, относятся поведенческие реакции животных (Владимирова, 2011д).

имеющих отношение к процессу поведенческой адаптации. Для классификации «внутренних состояний организма, входных и выходных сигналов, используемых для описания взаимодействия организма и внешней среды», требуется выявить «заранее заданные состояния», определенные условиями оптимальности, «гибели» или «выживания» (Мейтус, 1970, с. 81–82). Теоретические знания, опыт полевых наблюдений и методологическая рефлексия, предшествующие разработке унифицированных показателей адаптивного поведения, – условия преодоления указанных трудностей (Мозговой, 1980, 2005а).

«Формально-эмпирической дихотомии» придается «решающее значение в описании поведения»; при этом поведение характеризуется не столько величинами, сколько качествами (Стивенс, 1960, с. 24). Анализ, проведенный без предварительных процедур по определению семантики единиц классификации, не способен выявить содержательные аспекты естественнонаучного исследования (Андреев, 1980; Волкова, Денисов, 2001; Пузаченко, 2004 и др.). Приборно-аппаратурная оснащенность исследования, традиционно не характерная для этологии, не гарантирует его объективности. С другой стороны, математика имеет в своем распоряжении «аппарат», позволяющий максимизировать объективность исследований, в том числе этологических, делая это с помощью логически непротиворечивой формализации правил, аксиом и допущений, положенных в основу модели (Вапнер, 1979; Айвазян и др., 1989; Воронцов и др., 2007 и др.). Использование статистических алгоритмов для классификации природных объектов позволяет повысить уровень соответствия модели тому феномену, который репрезентируется этой моделью (Шлезингер, Главач, 2004; Шитиков, 2006 и др.).

Важно, чтобы формализованные элементы, учитываемые при троплениях, семантически соотносились с экологическими и этологическими феноменами, имеющими отношение к жизнеспособности (Мейтус, 1970). Правила, по которым единичные объекты и явления относятся к обобщенным классам и разновидностям, должны отражать инвариантность в отношениях, существующих между животными и их окружением. Обоснованность выделения инвариантного ядра, позволяющего создать типологию функциональных форм поведенческой активности, классов воспринятых объектов и разновидностей поведенческих реакций, проявленных животными, может быть проверена путем наблюдений. Результаты этих наблюдений здесь излагаются.

Также важно правильно выбрать и определить те явления, которые предстоит описать и классифицировать (Стивенс, 1960, с. 23). Методологии такого выбора посвящены 1 и 2 главы данной монографии, а также «Глоссарий». «Правильный выбор» предполагает, что значимые аспекты

явлений, выявленные в работах предшественников, не окажутся упущенными (Воронцов и др., 2007).

До недавнего времени, этологические и зоопсихологические факторы, влияющие на адаптации зверей и выживание популяций, полагались второстепенными эпифеноменами исследования экологии животных, однако в последние десятилетия ситуация изменилась (Шилов, 1984; Behavioral…, 1985; Martin, Bateson, 2007 и др.). Направленность процесса поведения на получение полезных результатов действий (Анохин, 1996) предполагает применение таких психологических категорий, как «приспособительный смысл активности», «восприятие», «мотивация» (Tolman, 1932; Розенблют и др., 1983; Судаков, 1978, 2002 и др.).

Интерес к тем сторонам адаптивного поведения особи, которые связаны с получением ею внешней информации, может быть акцентирован при помощи понятия «информационное поведение». Под «информационным поведением» в данной работе подразумевается двигательная активность особи, которая сопровождается получением, сохранением и использованием ею сведений о состоянии среды обитания (Владимирова, Савинов, 2013). Хотя под это определение попадает большая часть суточной активности особи, проявленной ею в естественной среде обитания, имеет смысл ввести понятие «информационное поведение» в экологию животных, поскольку запоминание информации об условиях среды отличается от немедленного использования ресурсов по своим адаптивным последствиям (Кастлер, 1967; Bennett, 1976; Norman, Bobrov, 1976; Cognitive…, 1997; Dalziel et al., 2008 и др.).

Понятие «информационное поведение» служит для обозначения процесса, сопровождающего информационно-знаковое взаимодействие особи и среды обитания, а не только взаимодействие материально-энергетическое (Розенберг, Мозговой, 2003). Несмотря на то, что любой знаковый объект (или событие) имеет материальную субстанцию, есть смысл различать эти формы взаимодействия, – по обязательной опосредованности информационно-знакового взаимодействия сведениями, полученными адаптирующейся особью (Sebeok, 2001; Vladimirova, 2009; Владимирова, 2011е, 2013з и др.).

Воспринятая информация может быть либо использована особью сразу после ее получения, либо она может храниться в памяти особи и быть использована позднее. Немедленное использование внешней информации происходит в тех случаях, когда по своему значению она соответствует актуальной биологической потребности, выраженной доминантной мотивацией. Материально-энергетическое взаимодействие также представляет собой потребление особью средовых ресурсов (и использование внешних условий), но значение этого понятия не предполагает специального акцентирования и учета функций памяти, характерных для информационно-знакового взаимодействия. В свою очередь, знаки, свидетельствующие об

использовании средовых ресурсов и условий предшественниками, при условии их сохранения в течение некоторого времени в биотопе обитания, несут сведения о его потребительском потенциале, и могут быть восприняты животными, которые придут сюда позднее (Наумов, 1977б; Мозговой, 2005а и др.).

Проявляя приспособительное поведение в естественной среде обитания, особь млекопитающих воспринимает ее характеристики целостно, основываясь на предыдущем опыте (Wertheimer, 1923; Koffka, 1935; Напалков, 1986; Шиффман, 2003 и др.). У животных имеется только непроизвольное внимание, с помощью которого, тем не менее, отбираются отдельные значимые объекты, попавшие в поле восприятия особи (Аракелов, 1984; Наатанен и др., 1986; Ичас, 1994; Coren et al., 1994; Соколов Е. Н., 2003; Alcock, 2013 и др.). При этом распознаются признаки не более 5 – 7 стимулов, один из которых особь выбирает в качестве объекта взаимодействия (Slobodkin, 1974; Bekoff, 1979; Hinde, 1982; Dretske, 1988; Immelman et al., 1988; Armstrong, 1991; Borsche, 1991; Lehner, 1998; Manning, Dawking, 1998). Значимость объекта определенного функционального класса (при условии, что он не порождает ориентировочный рефлекс, вследствие новизны информации) определяется актуальной мотивацией, памятью и обучением (Tolman, 1932; Анохин, Судаков, 1993; Соколов Е. Н., 2003 и др.).

Об отобранном особью объекте взаимодействия исследователь может судить по проявленной особью поведенческой реакции (Фабри, 1976; Мозговой, 1980, 2005а). «Понятие реактивности должно предполагать отбор стимулов. Поведение – это реакция только на часть воспринимаемых стимулов» (Стивенс, 1960, с. 24). С точки зрения психофизиологии, отбор значимого объекта основывается на стимул-зависимых (новизна информации) и эффект-зависимых (мотивационная обусловленность) типах обучения, обеспечиваясь работой «нейронов новизны» и «нейронов тождества» (Аракелов, 1984 и др.).

Иными словами, в том случае, когда в ходе восприятия внешней среды не реализуется ориентировочно-исследовательская реакция на новый стимул (Анохин, 1978в; Александров и др., 2007 и др.), отбор объекта из множества объектов, попавших в поле восприятия, происходит, главным образом, в соответствии с функциональной формой активности, реализуемой особью в данный момент (Vladimirova, 2011 и др.). Более того, «избирательная реактивность к [определенным – Э.В.] раздражителям – наиболее важный

критерий, по которому можно выделить различные типы поискового поведения» (Хайнд, 1975, с. 281)[30].

С другой стороны, реакции, проявленные особью на один и тот же стимул, могут быть различными (Панов, 2005 и др.). Это различие определяется, прежде всего, текущим физиологическим состоянием животных (в терминологии, используемой в данном исследовании, оно определяется «функциональной формой активности», реализуемой особью в данное время) (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014). В настоящее время найдены физиологические и биохимические корреляты разных функциональных форм активности, которые проявляются особями в какой-либо определенный момент времени – «медиаторы различных мотиваций (гормоны, метаболиты)» (Сахаров, 2012, с. 343).

Сужение поля восприятия до одного стимула (т. е. избирательное внимание) имеет место в ситуации, которая оценивается особью как безопасная, при условии невысокой тревожности адаптирующейся особи (Симонов, 1981; Hinde, 1982; Григорьян, Мержанова, 2008; Иноземцев, 2009 и др.). Поток внешних стимулов редуцируется до одного дискретного стимула, который имеется в биотопе обитания и доступен для восприятия особи, так как находится в поле ее рецепции (Мозговой, 2005а и др.). Он может быть распознан (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012л, 2013а), если сохранился с момента активности особи до момента тропления следов (Михеев, 2009, 2013). Корректность предположения об объекте взаимодействия, выдвинутого полевым зоологом, уточняется по следам, в частности, по разновидностям и частотам унитарных поведенческих реакций, проявленных особью при восприятии объектов определенных классов (Владимирова, 2013а; Владимирова, Морозов, 2014).

Вероятная причина поведенческой реакции, наблюдаемой по следам, может быть определена (Мозговой, 2005а). «Высказывания, относящиеся к природе, всегда обладают лишь некоторой степенью вероятности, но отнюдь не являются несомненными. Подтверждение эмпирического утверждения никогда не может быть абсолютным и окончательным. Повторная проверка может несколько увеличить вероятность утверждения, но она никогда не сделает его несомненным» (Стивенс, 1960, с. 22). Тем не менее, при большом объеме эмпирического материала возможно определение доверительной вероятности, указывающей на принадлежность объекта среды обитания, воспринятого

---

[30] «Типы поискового поведения», такие, как поиск пищи, поиск места отдыха или полового партнера (Хайнд, 1975), гомологичны «функциональным формам поведенческой активности», наблюдаемым по следам жизнедеятельности: кормопоисковой активности, переходу к месту лежки и др. (Vladimirova, 2011).

особью, к тому или иному классу объектов[31] (Владимирова, 2013а; Владимирова, Морозов, 2014).

Известно, что «математическое описание биологических процессов и систем нередко затрудняется вследствие лабильности биологических явлений, не позволяющей дать точные определения их параметров» (Ларина, 1983, с. 115). Процесс восприятия млекопитающими объектов среды обитания не является исключением. Несмотря на то, что «природа восприятий, создаваемых определенными стимулами, может быть установлена в результате наблюдений за поведенческими реакциями животных», иногда возникает сложность с определением знакового объекта, обусловившего ту или иную реакцию, так как «необходимо учитывать интегративную деятельность мозга по переработке стимулов» (Тамар, 1976, с. 11, 29). Теория информации выстроена, главным образом, на теории вероятности и статистике (Колмогоров, 1936, 1965, 1972, 1987; Shannon, 1948; Wiener, 1948; Полетаев, 1958, 1970; Shannon, Weaver, 1963; Кочергин, Цайер, 1977; Советов, Яковлев, 2001); проблема реконструкции побудительной причины поведения частично может быть решена обращением к известному постулату кибернетики (Владимирова, 2013а). Имеется в виду классификация событий на «достоверные», «возможные», «случайные» и «практически невозможные», с различной степенью принадлежности конкретного события к каждому из этих классов (Заде, 1976). Первые всегда наступают в заданных условиях, вторые и третьи – иногда (Колмогоров, 1936).

Проблема определения объекта взаимодействия упрощается в связи с тем, что поведение животных определенного вида характеризуется стереотипностью (Lorenz, 1950; Фабри, 1976; Непомнящих, 2012 и др.). К примеру, лесная куница проявляет относительно небольшое разнообразие поведенческих реакций и воспринимает ограниченный набор разновидностей внешних объектов (Гептнер и др., 1967; Насимович и др., 1973; Мозговой, 1980, 2005а; Граков, 1981; Корытин, 1986; Владимирова, 2012л, 2013а). Особенно это верно в отношении зверей, обладающих относительно небольшим по объему головным мозгом (Alcock, 2013 и др.). Анализ поведения хищных млекопитающих в естественных биотопах обитания показал, что ситуации, которые никогда ранее не наблюдались в поведении представителей того или иного вида, встречаются редко (Слудский, 1964 и др.). На основании сходных реагирований они могут быть сведены к вариантам, неоднократно имевшим место в онтогенезе особи или наблюдавшимся у иных представителей данного вида: типичным способам охоты, стереотипам использования местообитаний и

---

[31] В естественных науках, считает автор этой книги, следует предполагать наиболее вероятные причины явлений, если нет никаких признаков, указывающих на иное развитие событий (этот принцип называется «синтетическая индукция» и «бритва Оккамы») (Кондаков, 1975; Микешина, 2005 и др.).

др. (Корытин, 1972; Матюшкин, 1974а; Мозговой, 1976; Терновский, Терновская, 1994; Сидорович, 1995, 1997; Пучковский, 2005 и др.).

Даже при небольшом объеме полевой эмпирики возможна градация предположений о воспринятых особью объектах, выдвинутых зоологом в полевых условиях. В этом случае можно высказать предположение о разной степени принадлежности объекта к одному из трех элементов множества: а) «наиболее вероятный класс воспринятого объекта (т. е. наиболее вероятная причина реакции»; б) «мало вероятная причина»; в) «запрещенный вариант» (Заде, 1986; Шоломов, 1989; Владимирова, 2013а).

Определение внешней причины реакции, проявленной особью, возможно в связи со следующими обстоятельствами (Владимирова, 2010д). Во-первых, известно, что дикие хищные млекопитающие, особенно в зимнее время года, действуют экономно. Они реагируют изменением направления передвижения, переменой формы аллюра или какой-либо другой реакцией на те объекты и события, которые значимы для их выживания (Насимович, 1948; Bekoff, 1979; Hinde, 1982; Корытин, 1986; Immelman et al., 1988; Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012л, 2013а и др.). Во-вторых, животные определенного вида, пола и возраста проявляют активность в соответствии с репертуаром паттернов, закрепленным генетически (Slobodkin, 1974; Bekoff, 1979; Меннинг, 1982; Hinde, 1982; Dretske, 1988; Immelman et al., 1988; Armstrong, 1991; Borsche, 1991; Lehner, 1998; Manning, Dawking, 1998 и др.). В-третьих, навыки, приобретенные животными в онтогенезе, – вариативны, в пределах, определенных видовой принадлежностью особи (Lorenz, 1950; Фабри, 1976; Непомнящих, 2012 и др.).

3.1. Предпочитаемые и избегаемые классы объектов умвельтов лисицы обыкновенной и некоторых видов куньих

Применение понятия «умвельт» в экологических иследованиях

Животные избирательно воспринимают внешнюю информацию и используют ее по-разному, в зависимости от видовой принадлежности, актуальной биологической потребности, а также ряда иных детерминант поведения, – внутренних и внешних (Jennings, 1906; Хайнд, 1975; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Корогодин, Корогодина, 2000; Панов, 2005а и др.). Взаимодействие особи млекопитающих с объектом внешней среды, сопровождающееся подходом к объекту и манипуляцией с ним (или обнюхиванием, прикосновением, восприятием вибриссами), способствует получению более полной и достоверной информации об объекте (Ahl, 1986; Фабри, 1993; Владимирова, Мозговой, 2004; Derdikman et al., 2006; Knutsen et al., 2006; Ahissar, Knutsen, 2008; Diamond et al., 2008 и др.).

Млекопитающие разных видов, обитающие на одной или сопредельных территориях, характеризуются экологическими особенностями, связанными с сенсорной селекцией и дифференцированным использованием объектов и условий среды обитания (Hutchinson, 1978; Джиллер, 1988; Михеев, 2002; Филипьечев, 2006 и др.). Используя терминологию Я. фон Юкскюлля, можно сказать, что животные обладают видоспецифическим «умвельтом» (Umwelt), который представляет собой «сферу внешних объектов и событий, интересующих особь данного вида» (Uexkull, 2001, с. 108). Видоспецифический объем умвельта (количество классов объектов, входящих в его состав) зависит от общего уровня развития психологических функций животных данного вида. Этим определяется разнообразие и сложность объектов и событий, которые представители данного вида способны распознать в среде обитания, дать им оценку (разыскивать, относиться индифферентно или избегать), а также использовать в адаптивных целях (Kull, 1993, 1998а, 1998б, 2000 и др.).

Согласно зоопсихологическим представлениям, восприятие, как психическая функция, обеспечивается способностью животных направлять внимание на некоторые классы объектов, включая инстинктивные релизеры, без предварительного «знакомства» с ними в онтогенезе (Tinbergen, 1950, 1972; Слоним, 1961; Мельников, 1978; Гибсон, 1988; Шиффман, 2003 и др.). Не только врожденные, но и приобретенные способности сенсорных процессов и восприятия влияют на поведение млекопитающих (Корытин, 1970; 1972в; Гибсон, 1988; Гельмгольц, 1999; Нуркова, 2006; Гусев, 2007 и др.). Животные обладают лучшей способностью дифференцировать различительные признаки тех образов, которые приобрели положительное или отрицательное значение в индивидуальной судьбе особи (Мельников, 1978 и др.). При этом «интенсивность реакции на любой раздражитель изменяется в зависимости от внутреннего состояния реагирующих животных» (Хайнд, 1975, с. 77). В зоопсихологической литературе приводятся лабораторные данные, подтверждающие влияние опыта существования млекопитающих в обогащенной внешней среде на сенсорно-перцептивные способности, селективное внимание, адаптивную фильтрацию стимулов (умение выделять сигнал из шума), память и элементарную рассудочную деятельность (Bennett, 1976; Мак-Фарленд, 1988; Hopson, 1992 и др.). Это важно, поскольку антропогенно трансформированная среда обитания может быть рассмотрена как среда, обогащенная объектами и событиями, а также среда, для которой характерна повышенная динамика условий (Фридман и др., 2008 и др.).

Разнообразие объектов внешней среды, интересующих животных, варьирует у разных видов и систематических групп (Кашкаров, 1928; А. Н. Северцов, 1967, 1997; Леонтьев, 1994 и др.). Объем умвельта того или иного таксона животных напрямую связан с его образом жизни (больше – при активном), разнообразием условий среды обитания и общей экологической

эврибионтностью (Гептнер и др. 1967; Хайнд, 1975; Владимирова, Мозговой, 2010ж и др.). Так, у лисицы обыкновенной, в сравнении с лесной куницей, общая экологическая эврибионтность сопровождается более развитой способностью к генерализации и дифференцировке внешних стимулов, а также более сложным и вариативным поведением (Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2004; Владимирова, Мозговой, 2004, 2007а, 2007б). Хищники (у млекопитающих) обладают более сложной психикой, чем их жертвы (Матюшкин, 1974а; Крушинский, 1993 и др.). Среди группы хищных млекопитающих лучшими способностями восприятия объектов среды обитания обладают те виды животных, местообитания которых отличаются большим разнообразием (Владимирова, 2011е).

Генерализация (обобщение) – это процесс объединения различных явлений в какое-либо функциональное множество, то есть отождествление различных явлений. Описывая поведение лисицы обыкновенной, можно говорить о множествах пищевых объектов, ориентировочных, маркировочных и т. д. Эквивалентом, который позволяет определять различные объекты и события среды как знаки со значением, идентичным для реципиента информации, у животных является не только сходный зрительный, слуховой, тактильный или ольфакторный образ, но также та или иная доминантная активность, которая обычно реализуется при восприятии объектов данного множества (Владимирова, 2002; Мозговой, Владимирова, 2002).

На физиологическом уровне, идентичный двигательный ответ на различные объекты внешней среды, которые могут быть обобщены исследователем в один функциональный класс, обеспечивается механизмом действия условного рефлекса (Анохин, 1968; Соколов Е. Н., 2003) и корректируется принадлежностью особи к тому или иному типу высшей нервной деятельности (Павлов И. П., 2000; Григорьян, Мержанова, 2008; Иноземцев, 2009 и др.). Этот механизм включает стадии афферентного синтеза и принятия решения. Первая характеризуется интеграцией сенсорных возбуждений, вторая включает предсказание результатов еще не законченного действия. Обратная афферентация, поступающая на акцептор действия, формирует очередной поведенческий акт, в зависимости от согласования или рассогласования результата активности с рефлексом цели (Анохин, 1978в). В случае рассогласования результатов с целью «прежде всего немедленно возникает ориентировочно-исследовательская реакция с весьма быстрой и сильной активацией корковой деятельности» (Анохин, 1978, с. 274).

Дифференцирование – это способность делать различия. Умение дифференцировать свойства окружающей действительности зависит у животных от актуальной (доминирующей) мотивации, приобретенных навыков и, в конечном счете, ограничено наследственно определенным объемом *Umwelt*'а. Индивидуальная вариативность умвельта, как и отличия способности

к научению, является видоспецифической характеристикой животных (Фабри, 1978, 1983, 1993 и др.). Поэтому, изучая «знаковые поля»[32] отдельных особей одного вида, можно обобщенно говорить о «видовом знаковом поле» (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998).

Для того чтобы не «скатиться» к антропоморфному толкованию поведения животных, исследователю следует помнить, что восприятие, память, научение, рассудочная деятельность человека и млекопитающих имеют существенные отличия. Способность человека к дифференцировке похожих явлений закреплена через языковую синонимию, а генерализация осуществляется, главным образом, на основе социальных правил, зафиксированных в понятиях. Социальное происхождение понятийных обобщений, используемых людьми, не всегда очевидно, поскольку в языке человека формирование понятий происходит в соответствии с закономерностями восприятия. Для того, чтобы определить классы объектов умвельта животных какого-либо вида, одного только факта различия слов, служащих для обозначения этих объектов, не достаточно. Необходимо провести наблюдения за поведением животных и выяснить, действительно ли животные реагируют на данные классы объектов преимущественно по-разному, в том числе, при идентичной мотивации (форме активности) (Владимирова, Мозговой, 2004).

Например, в антропогенной среде обитания лисица переходит свежую лыжню по следам лося (ориентирует собственные следы «след в след» со следами лося, преодолевая по ним опасный участок). Затем лисица замечает пенек – обычный объект ориентировочной и маркировочной активности животных этого вида – и направляется к нему. Известно, что тропы копытных, как пути для передвижения и кормового поиска в снежное время года, используют многие животные: рысь, обыкновенная лисица, лесная куница, горностай, енотовидная собака, белка обыкновенная. Так, В. Е. Гайдук (1988, с. 23) полагает, что следы передвижения лосей, кабанов и косулей «оказывают влияние на пространственное распределение особей не только тех видов, которые создают тропы, но и многих других – хищников, конкурентов». Действительно, в условиях высокого и плотного снежного покрова ценность этого объекта внешней среды достаточно высока для хищных млекопитающих (Новиков, 1979, 1981). Для ее количественного расчета необходимо фиксировать каждое возвращение особи на тропу копытных или, к примеру, ориентацию на нее при мышковании.

---

[32] В соответствии с целями данного исследования, имеется в виду изучение количественных характеристик и разнообразия внешних объектов, воспринятых животными, и проявленных при этом поведенческих реакций. Также предполагается исследование экологического значения этого процесса, рассмотренного в динамике, его биотопической локализации, влияния антропогенной трансформации ландшафта на его течение и т. д.

Встает вопрос: следует ли считать лыжню, след лося и след лося на лыжне различными классами объектов, или в последнем случае исследователь имеет дело не с новым классом объектов, а суммой ранее встретившихся? Ответ на этот вопрос дает практика троплений. Судя по поведению лисиц, можно сделать вывод, что для животных этого вида след лося на лыжне несет иную, дополнительную, информацию, чем лыжня или след лося, если они восприняты лисицей по отдельности. Эта информация свидетельствует лисице об успешном преодолении лосем опасности, исходящей от объекта антропогенного происхождения (лыжни) и является информацией биологического сигнального поля (Наумов, 1977б; Мозговой, 1980, 2005а).

В этой связи, есть смысл отмечать в практике детальных троплений так называемые «комплексные объекты». В данном случае, следы лисицы на следах лося являются объектом «коммуникативной» природы[33], отражающим реализацию подражательного поведения особью лисицы. Вообще, хищные млекопитающие часто переходят «опасные» участки биотопа, связанные с деятельностью человека, по следам других животных, подражая предшественникам (или идут по своей собственной, ранее оставленной следовой дорожке) (Корытин, 1986 и др.).

Другой подобный пример, иллюстрирующий поведение лесной куницы в пригородной среде обитания, показан на рисунке (рис. 10), где условно изображены и описаны события, которые сопровождались генерацией куницей 36 элементарных двигательных реакций. Формально они могут быть выражены с помощью схемы, в которой представлены классы объектов вида x_q и элементарные двигательные реакции вида $y_{iv} \in \{y_{i1}, y_{i2}, y_{i3}, \ldots, y_{ir}\}$ или вида $y_{jv} \in \{y_{j1}, y_{j2}, y_{j3}, \ldots, y_{jr}\}$[34] (табл. 4, 5), а точками с запятой отделены ситуативные единицы поведения, ассоциированные с восприятием особью какого-либо средового объекта x_q:

1) x_7: $y_{1.2}$, $y_{22.1}$; 2) x_1: $y_{1.1}$, $y_{4.1}$, $y_{4.2}$; 3) x_7: $y_{1.1}$, $y_{22.1}$; 4) x_1: $y_{1.2}$, $y_{1.1}$; 5) x_7: $y_{1.2}$; $y_{1.1}$, $y_{22.1}$; 6) x_2: $y_{1.2}$, $y_{1.1}$, $y_{1.1}$, $y_{1.5}$; 7) x_7: $y_{1.1}$, $y_{1.2}$, $y_{22.1}$; 8) x_5: $y_{1.1}$, $y_{34.1}$, $y_{34.2}$; 9) x_7: $y_{1.1}$, $y_{14.1}$; 10) x_6: $y_{1.1}$, $y_{5.1}$, $y_{5.4}$, $y_{5.2}$, $y_{33.2}$, $y_{5.5}$; 11) x_7: $y_{18.1}$, $y_{18.2}$; 12) x_{23}: $y_{1.1}$; 13) x_1: $y_{8.1}$, $y_{8.2}$.

Восприятие куницей свежей лыжни вначале сопровождалось локомоцией в первоначальном направлении (рис. 10), но затем особь не выдерживала

[33] Подразумевается коммуникация животных, реализуемая посредством объектов совместной среды обитания (Мозговой, 1985б; Рожнов, 2002, 2013). При непосредственном общении обмен информацией происходит благодаря контактам особей, находящимся в пределах взаимной рецепторной чувствительности.

[34] Унитарные реакции u_i состоят из элементарных реакций общего вида y_{iv}, а следующие за унитарными реакциями u_i унитарные реакции u_j состоят из элементарных реакций общего вида y_{jv}.

психического напряжения и бежала от опасности к ближайшему дереву или кусту. Восприятие следов лисицы позволило изменить защитную мотивацию, «переключив» реакцию бегства от опасности на подражательную. Здесь, как и во многих других случаях, имевших место в антропогенной среде обитания, – налицо увеличение общего числа реакций, проявленных особью, за счет появления в поведении реакций, вызванных тревогой. Согласно ситуации, это приводит к снижению риска пострадать от возможной опасности антропогенного происхождения, но в целом – непродуктивно повышает энергетические затраты. Для адаптивного разрешения подобных стрессогенных ситуаций особь должна научится различать антропогенные объекты на потенциально опасные (капканы, путики, свежие следы собак) и потенциально безопасные (лыжни, следы снегоходов, пустующие строения) (Владимирова, 2012и). Лисице, в силу относительной сложности нервной деятельности, присущей животным этого вида (Владимирова, 2004а и др.), подобное различие удается, а лесной кунице, – не всегда. Это связывается с небольшим объемом головного мозга лесных куниц и эволюционно сложившегося стереотипа, – спасаться от возможной опасности на грунте, заходя на дерево. Реализованные особью подражательные реакции (и существование информационного биологического поля в целом) частично решают проблему повышения индивидуальной безопасности.

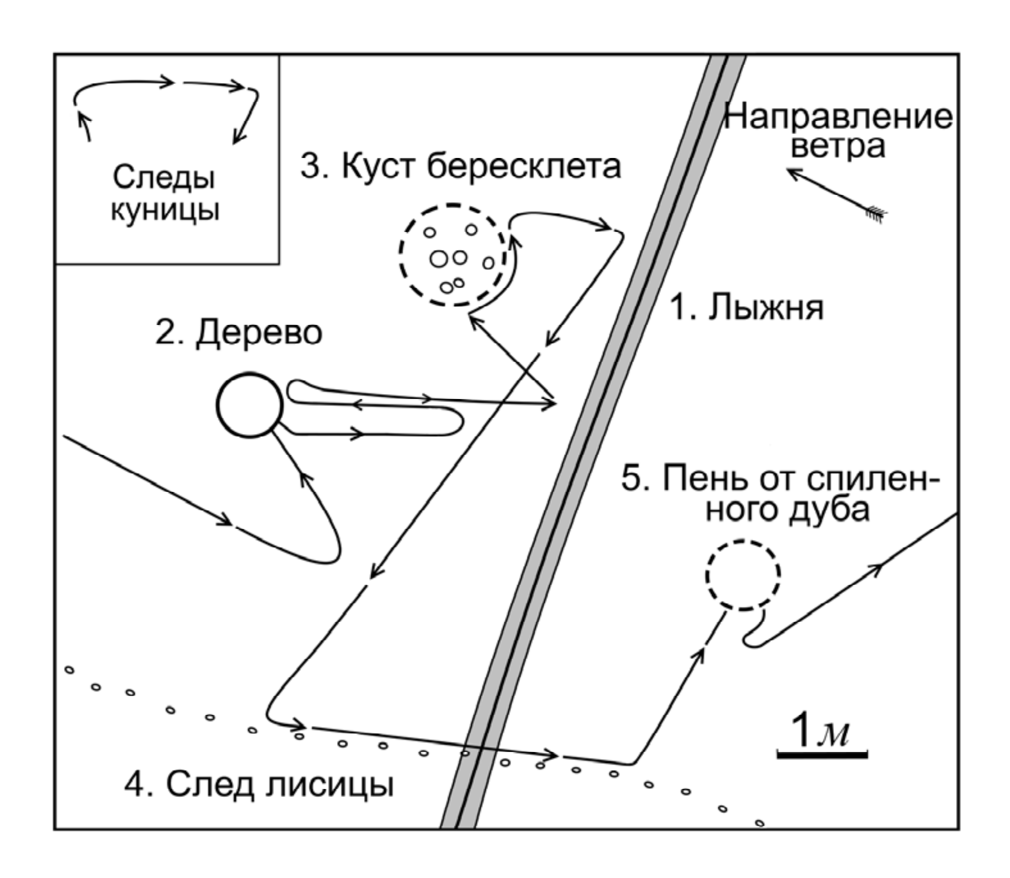


Рис. 10. Взрослая самка лесной куницы перемещается по кормовому участку жировочным челноком, двигаясь против ветра. Не доходя 3 *м* до свежей лыжни,

поворачивает резко влево и двухчеткой направляется к дубу (бежит от опасности). С ходу заскакивает на комель, спрыгивает, и шагом перемещается к лыжне (3 реакции). Не доходя до лыжни 1.7 *м*, поворачивает налево и вновь уходит от опасности, возвращаясь двухчеткой к дубу (2 р.). Не доходя 0.5 *м* до дуба, разворачивается на 180° и идет шагом по своим следам в направлении лыжни (2 р.). В полуметре от лыжни вновь «забирает» влево, и, двухчеткой, бежит от опасности на расстояние 1.5 *м* к кусту бересклета (2 р.). Обходит куст полукругом (1.5 *м*), топчется на месте (2 р.). Поворачивает направо и идет 1.5 *м* шагом, к лыжне (2 р.). Не доходя до лыжни 0.6 *м*, поворачивает направо и двухчеткой бежит от опасности – галопирует на расстояние 9 *м,* до следов лисицы недельной давности (2 р.). Оставляет на следах лисицы мочевую точку (2 р.). По следам лисицы проходит шагом расстояние 3 *м* к лыжне. Пересекает лыжню без реакции и, пройдя еще 2 *м* по следам лисицы, забирает резко влево, пробегая 2.5 *м* двухчеткой к дубовому пню (3 р.). Заскакивает на пень, разворачивается и топчется на пне (3 р.). Оставляет на пне экскременты (2 р.), спрыгивает с пня, ориентируется на лыжню (2 р.). Поворачивает налево и по прямой галопирует 160 *м* двухчеткой до группы деревьев (2 р.). Далее проходит по деревьям на расстояние около 40 *м*, после чего спускается на грунт. События имели место в дубраве, произрастающей в зоне северной рекреации г. Самары, в конце декабря 2000 г. (Владимирова, 2010ж, с изменениями).

Для формального обозначения событий, изображенных на рисунке (рис. 10), можно использовать иную схему, в которой показаны цепочки унитарных реакций, сменяющих одна другую ($u_i \rightarrow u_j$) по ходу адаптивной активности особи. На схеме обозначаются воспринятые классы объектов x_q, и указывается дальнейшее развертывание взаимодействия особи с объектом x_q в составе какой-либо ситуативной единицы поведения, состоящей, например, из четырех унитарных реакций ($u^1 \rightarrow u^2 \rightarrow u^3 \rightarrow u^4$). Состав ситуативных единиц поведения, соответствующих начальным событиям рисунка (рис. 10), приводится в круглых скобках[35]:

$$\left(u_1\right) \xrightarrow{x_7} \left(u_1, u_{22}\right) \xrightarrow{x_1} \left(u_1, u_4\right) \xrightarrow{x_7} \left(u_1, u_{22}\right) \xrightarrow{x_1} \left(u_1, u_1\right).$$

---

[35] Верхний числовой индекс при формальном обозначении унитарной реакции (например, u^1) означает порядок следования этой реакции в составе какой-либо ситуативной единицы поведения. Нижний числовой индекс (например, u_1 – локомоция) означает качественную характеристику этой унитарной реакции (они приведены в табл. 4), нижний буквенный индекс (i или j) – функциональное место реакции (u_i или u_j) в составе вероятностного автомата, моделирующего процесс адаптивной активности особи. После первого восприятия особью какого-либо объекта внешней среды x_q, состояние автомата, как одного из элементов модели процесса приспособительного поведения особи в естественной среде обитания, изменяется: от состояния u_i к состоянию u_j (Владимирова, Морозов, 2014, с. 189).

Подобного рода схемы широко распространены в математическом моделировании сложных систем[36] и носят название ориентированных графов (Морозов, 1998; Советов, Яковлев, 2001 и др.).

Анализ следовых дорожек лисицы обыкновенной и куньх показал, что изменения прямолинейного передвижения особи, – например, в ходе территориального или пищедобывательного поведения, могут быть однозначно соотнесены с тем или иным объектом или событием внешней среды[37] (Владимирова, Мозговой, 2005). Для эколога представляют интерес конкретные множества, сложенные из классов объектов, вызывающих ответные ракции животных. Есть смысл изучать и сравнивать умвельты разных особей, животных разных видов и представителей различных систематических групп, а также проявленные при этом ответные реакции.

В ходе полевых исследований было выявлено, что некоторые классы объектов среды обитания животные обследуют более тщательно, чем другие, возвращаясь к ним неоднократно в течение одного «кормового поиска» или «патрулирования территории». С другими классами объектов животные стараются не контактировать. Третьи классы объектов получают значение положительных или отрицательных только в определенном контексте. Различие выражается в знаке эмоциональной реакции, сопровождающей их восприятие (Симонов, 1981 и др.). В этой связи, все классы объектов внешней среды можно разделить на предпочитаемые, избегаемые и индифферентные, проанализировав процесс их восприятия представителями того или иного вида. (Одним из признаков предпочитаемости тех или иных классов объектов выступает проявление повторных реакций на реальные физические объекты, находящиеся в биотопах обитания животных). Конечно, не вполне обычная эмоциональная окраска восприятия того или иного объекта, класса объектов, или местообитания в целом, может сформироваться в индивидуальной судьбе отдельной особи, – на основе запоминания последствий событий онтогенеза (Seligman, 1991; Schwarts et al., 2001; Olson, Hergenhahn, 2004; Swait, Marley, 2013 и др.). В данном исследовании эколога в большей мере интересует видоспецифическая характеристика предпочтений классов объектов, слагающих видоспецифический умвельт в его региональном варианте. Также представляют интерес поведенческие адаптивные особенности, связанные с дифференцировкой животными классов объектов среды обитания (Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2012и).

---

[36] Процесс адаптивного поведения имеет признаки сложной системы (Месарович и др., 1973; Антономов, 1977; Флейшман, 1982; Гринченко, 2006, 2014 и др.).

[37] «Даже на жировках ход соболя отличается целеустремленностью» (Гептнер и др., 1967, с. 544). Лесная куница в этом ему мало уступает.

Ниже будут приведены множества классов объектов среды обитания лисицы обыкновенной, куницы лесной, горностая и ласки, упорядоченные по признаку предпочтения или избегания.

3.1.1. Умвельт животных модельных видов (в региональном варианте)

Объекты среды обитания животных модельных видов

Детальное, непрерывное и продолжительное по времени изучение этологической экологии лисицы обыкновенной, куницы лесной, горностая и ласки (в том числе, исследование классов объектов, представляющих интерес для животных этих видов) проводилось в 1993 – 2014 гг., на двух полевых стационарах, разделенных руслом р. Волги: 1) в высокой левобережной дубраве, произрастающей в районе Студеного оврага, локализованного в западной рекреации г. Самары, в 7 *км* к северу от городских кварталов; 2) в низменном пойменном правобережье, лежащем напротив жилых и промышленных кварталов города (Рождественская пойма, расположенная через Волгу от Самары (рис. 11). Участки отличаются по характеру и интенсивности антропогенного воздействия на природу: биотопы левобережной дубравы характеризуются средним и высоким уровнем трансформации, правобережной поймы – низким и средним (табл. 9, 10, 11).

Исчезновение и ухудшение качества местообитаний, пригодных для живых организмов, считаются основными причинами снижения биологического разнообразия (Устинова, 2001; Хански, 2010; Корж, 2012 и др.). Иногда антропогенная трансформация биогеоценозов, сопровождающаяся их качественной деградацией, может получить выражение в деталях, мало заметных на первый взгляд. Речь идет о следующих процессах: а) снижении или повышении гетерогенности ландшафта; б) повышении мозаичности местообитаний; в) изменении соотношения видов кормовых объектов*;* г) исчезновении укрытий, подходящих для отдыха и выведения потомства; д) вырубке опушечной растительности; е) увеличении числа антропогенных объектов, появлении посторонних запахов и шумов; ж) возрастании доли антропотолерантных, антропофильных и синантропных элементов в составе биоты (Shelford, 1937; Байдерин, 1981, 1983; Влияние…, 1987; Клаусницер, 1990; Мозговой, Мозговая, 1997; Большаков и др., 2001; Соколов, 2003; Абрамова, 2005; Lindström et al., 1995; Helldin, 1998; Robitaille, Aubry, 2000; Фридма и др., 2006; Шуйская и др., 2007; Шадрина, 2012; Басова, 2013; Березина, 2013 и др.). Эти явления происходили и на участках исследования (Мозговой, Мозговая, 1997; Шуйская и др., 2007; Владимирова, 2009г).

Материал собирался методом зимних троплений. По возможности, в ходе троплений определяли пол, возраст и функциональную форму активности особи, репертуар элементарных и унитарных реакций, специфику проявления ситуативных единиц поведения. Два участка обитания родентофагов в окрестностях г. Самары (рис. 11) исследовали каждый зимний период, методически собирая материал по схемам, предложенным экологами для полевых стационаров. Полевой материал представляет

собой протоколы зимних троплений отдельных особей, населявших пригодные для вида местообитания, расположенные в пределах исследованной территории. В период исследования численность куниц не была высокой, составляя от 0.3 до 1.5 особей на 1000 *га*. Все годы, за исключением «голодной» зимы 2010 – 2011 гг., наступившей за крайне засушливым летом, численность лисиц и ласок была не ниже средней. Относительно высокими по численности лесных куниц были окончания зимних сезонов в 2010 и 2014 гг., а по численности горностаев – зима 2011 – 2012 гг.

Численность зверей определяли по количеству встреч следов, с использованием пересчетных коэффициентов, и уточняли по особенностям использования индивидуальных участков (Новиков, 1953; Данилов, Туманов, 1976 и др.). Тропления проводили по всем биотопам, типичным для зверей изучаемых видов. Следы лисицы встречались в 100 % полевых выходов. Следы лесной куницы обнаруживались в 60 % полевых выходов, ласки – в 100 % выходов, горностая (*M. erminea*) – в 40 % выходов. В правобережной Рождественской пойме следы куницы, горностая и ласки встречались чаще, чем в левобережной рекреационной дубраве. В левобережной дубраве чаще, чем в пойме, встречались следы лисицы (а также собаки домашней и кошки).

Наследы отдельных особей значительно варьировали по продолжительности; в отношении лисиц, продолжительность наследа, доступного троплению, составляла 5 – 6 *км*, куниц – 2 – 4 *км*, горностаев – 0.5 – 2.5 *км*, ласок – 0.5 – 1.5 *км*. Наименьшими единицами исследования непрерывного процесса поведения лисицы обыкновенной были следовые дорожки 1100-метровой продолжительности, единицами исследования поведения куницы – 400-метровые дорожки ее следов, горностая – дорожки продолжительностью по 240 *м* и ласки – дорожки по 160 *м*, как это было рекомендовано местными экологами (Мозговой, Розенберг, 1992). Изрезанный ландшафт, а также уходы куниц на деревья, зачастую не позволяли вытропить весь наслед. В качестве непрерывного наследа обычно удавалось вытропить около 60 – 70 % суточного хода родентофага – представителя одного из модельных видов.

О предпочтении или избегании объекта судили по поведенческой реакции, проявленной особью после попадания объекта в поле ее рецепции. Объект считался предпочитаемым при следующих условиях: 1) изменении направления перемещения особи и дальнейшему прямолинейному ходу к данному объекту, – после того, как он попадал в поле восприятия; 2) при непосредственных контактах особи с объектом – приближении к объекту, исследовании, обнюхивании, манипуляции с объектом, восприятии вибриссами, потирании об объект, заходе на него. Избегаемым объект считался в тех случаях, когда после его удаленного или контактного восприятия особь проходила возле такого объекта быстым аллюром (например, пересекала лесную дорогу большими прыжками), проявляла реакции осторожности (такие, например, как начатая, но незавершенная реакция перемещения, оборонительная реакция с верхней ориенировкой, пассивно-оборонительная реакция, бегство) или перемещалась в направлении, противоположном первоначальному (рис. 10).

О положительных и отрицательных (по эмоциональной окраске) реакциях, проявленных животными, судили по следовым отпечаткам, а также по косвенным признакам. Такими признаками являются частички коры, упавшие на заснеженный грунт с основания ствола дерева после захода особи на него, примятые или обломанные травинки и стебли бурьяна, а также волоски, оставшиеся на объекте после потирания или волочения брюшка, свежие комочки снега, осыпавшиеся с объекта. О состоявшемся контакте с объектом свидетельствуют реакции мечения, проявленные особью – экскреция мочи и помета, следы потирания брюхом или анальной областью.

Приведенные ниже списки классов объектов, воспринятых животными модельных видов, составлены на основании всего полевого материала, собранного на участках 1 и 2 (рис. 11, табл. 10). Вытрапливаемые особи проявляли все функциональные формы активности, характерные для позднеосеннего, зимнего и ранневесеннего периодов.

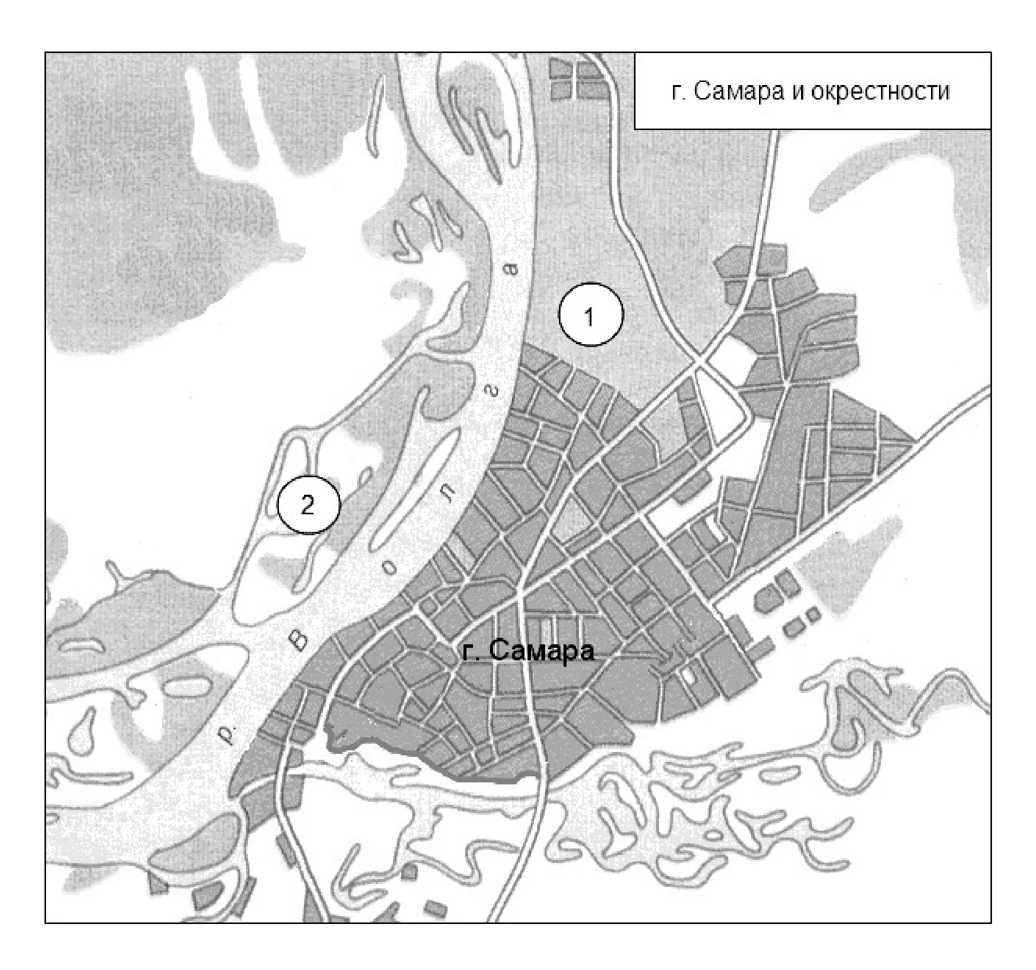


Рис. 11. Расположение участков исследования экологии и поведения млекопитающих-родентофагов в окрестностях г. Самары: *1* – левобережная рекреационная дубрава, окрестности локуса с координатами 53º 19' N, 50º 12' E (участок 1); *2* – правобережная Рождественская пойма, окрестности локуса с координатами 53º 15' N, 50º 05' E (участок 2)

На участке 1 выявлены следующие предпочитаемые классы объектов естественного происхождения, составляющие умвельт обыкновенной лисицы

(при формах поведенческой активности, характерных для вида в снежный сезон года): 1) кусты и подрост; 2) следы лисицы; 3) дерево; 4) снежный бугорок; 5) упавшее дерево (валежина); 6) запах или шум грызунов, доносящиеся из-под снега; 7) группа деревьев; 8) склон оврага; 9) пень; 10) граница густого кустраника; 11) поляна в лесу; 12) просека; 13) заросли бурьяна; 14) стебель травы; 15) древесный подрост; 16) поляна; 17) тропа лисицы; 18) след поимки лисицей мышевидного грызуна; 19) свой след; 20) ниша, образовавшаяся под завалом веток; 21) площадка, утоптанная лисицей под кустарником; 22) покопка куницы; 23) растительный объект (куст, ветка, пенек) с нанесенной меткой лисицы; 24) мочевая точка лисицы на грунте; 25) место чистки лисицы; 26) след лося; 27) «посорка» дятла; 28) поедь мыши; 29) поедь белки; 30) мочевая точка куницы; 31) след куницы; 32) орехи лещины; 33) лежка лисицы; 34) след кабана; 35) падаль; 36) след ласки; 37) след горностая; 38) след белки; 39) след зайца-беляка; 40) следы кормежки ворон и сорок; 41) наброды врановых птиц; 42) лист на снегу; 43) снег, упавший с куста или низких веток дерева (кухта); 44) заросли терна; 45) норка грызуна.

Таблица 9

Эколого-географическая характеристика территории исследования

Показатели	Рекреационная левобережная дубрава (участок 1)	Правобережная Рождественская пойма (участок 2)
Тип угодий, локализация участка	Пригородный широколиственный лес, площадью около 2000 *га,* произрастающий в 6–9 *км* к северо-востоку от жилых кварталов Приволжского микрорайона г. Самары и в 3–4 *км* к востоку от берега р. Волги	Примыкающий к правому берегу р. Волги низменный островной участок лесистой поймы площадью 2400 *га.* Расположен к западу от г. Самары, от которого отделен руслом р. Волги шириной около 2 *км.*
Рельеф и раститель-ность	Изрезанная эрозией волжская надпойменная терраса, с многочисленными оврагами, балками, карстовыми воронками. Дубрава липово-кленовая. В подлеске – орешник, рябина, бересклет, жостер, жимолость. Встречаются осина, вязы. Лес перемежается с небольшими открытыми участками, занятыми луговыми и степными сообществами с примесью сорной растительности. На вырубке – заросли бурьяна	Незначительно расчлененный низкий берег с озерами, волжскими старицами и дренированными возвышенными участками суши. По берегам – тальники, заросли рогоза, выше – ива белая, тополя черный и белый, вяз гладкий, крупнотравье. В низинах – ольшаник, пойменный луг. На возвышенностях – дуб, осина, черемуха, вяз, боярышник, терн, жостер, шиповник, ежевика. Имеются сосновые лесопосадки

На участке 2, кроме выше приведенных, лисицы реагировали на следующие классы объектов: 46) остров на р. Волге; 47) трещины во льду р. Волги; 48) ледяной торос; 49) ниша под торосом; 50) бревна, принесенные на берег течением; 51) осокорь на краю берега; 52) тальник; 53) снежный надув на острове; 54) нора лисицы (на обрывистом склоне берега протоки); 55) след норки, кормовой «столик» норки; 56) след косули; 57) сосновая лесопосадка; 58) место постоянного захода лисиц в сосновую лесопосадку; 59) поле; 60) куст боярышника; 61) куст шиповника; 62) ниша, образованная нависшими ветками сосны; 63) следы зайца-русака; 64) «визитный» бугорок лисиц (фото 24, 29 – 30).

По материалам троплений, проведенных на двух участках, выявлены следующие избегаемые лисицами классы объектов естественного происхождения: 65) заросли кустарника, замусоренные хворостом (внутренняя часть); 66) центральная (открытая) часть поляны; 67) скрипучее дерево; 68) дно оврага; 69) высокоствольный лес; 70) карстовая воронка; 71) следы лисицы, уходящей от опасности; 72) протока на р. Волге; 73) заросли осинника; 74) наледь на берегу, покрытая водой.

Таблица 10

Общий объем материала, собранного на территории стационаров в окрестностях г. Самары с 1993 по 2014 гг.

	Пройдено по следам, *км*	Вытроплено детально, с учетом воспринятых особью классов объектов и проявленных ею элементарных реакций, *км*
Лисица обыкновенная	70	40
Куница лесная	100	50
Горностай	20	10
Ласка	15	10
Всего:	205	110

Классы объектов антропогенного происхождения, привлекательные для лисиц, составили следующий список: 75) нежилое строение; 76) лесная дорога без свежих следов людей, собак и техники; 77) длительно используемая тропа людей; 78) следы рыбаков; 79) пищевые остатки «пикников» отдыхающих, выкопанные лисицей из-под снега; 80) след кошки.

Ряд классов объектов антропогенного происхождения вызывал у лисиц, в зависимости от ситуации, реакции предпочтения или избегания[38]: 81) лыжня, ежегодно прокладываемая в данной местности; 82) край села; 83) опора линии электоропередачи; 84) забор; 85) следы домашних коз; 86) лыжня, идущая вдоль дороги; 87) кулек с пищевыми отбросами, находящийся возле свежей тропы людей; 88) обертки от продуктов; 89) продукты (кусочки хлеба, колбасы, огрызки яблок), разбросанные на свежих лыжнях; 90) лунка рыбаков; 91) капкан с погибшей куницей; 92) нежилая землянка, расположеная на окраине села; 93) помойка с пищевыми отбросами; 94) свалка бытового мусора; 95) прорубь; 96) ржавые железки.

Классы объектов антропогенного происхождения, вызывавшие у лисиц реакции избегания: 97) бревна и растительный мусор, поросшие деревцами, кустарником и бурьяном; 98) дорога со свежими следами техники; 99) ветошь, пропитанная техническим маслом; 100) свалка строительного мусора; 101) след собаки; 102) след стаи собак; 103) асфальтовая автомагистраль; 104) свежие следы человека; 105) территория летнего поселения; 106) территория села; 107) скамья со следами человека; 108) свежий след снегохода; 109) свежее кострище; 110) металлическая бочка.

Итого, в умвельте обыкновенной лисицы, понимаемом как объединение множеств, число предпочитаемых классов объектов составляет 80 единиц, число потенциально или реально избегаемых – 30.

Также на участках 1 и 2 проводились тропления следов куницы лесной, горностая и ласки, позволившие выявить умвельты этих видов животных.

---

[38] В результате мероприятий по «расчистке» лесной растительности, проведенных на участке 1 в 2007 – 2008 гг., после сдачи леса в аренду, а также во время строительства ЛЭП в 1998 г. на участке 2, на обоих участках образовалось множество спиленных и не вывезенных стволов деревьев и кустарников. С годами они замусорились, заросли кустарником, молодыми деревцами и бурьянными травами. Некоторые из таких объектов, порою достигающие полутораметровой высоты, посещаются и используются самцами куницы, горностаем и лаской, но избегаются обыкновенной лисицей. Куньи иногда устраивают места отдыха в этих укрепленных растительностью завалах бревен, веток и хвороста (возможно, там же они и охотятся на грызунов). Расширение автотрассы, произведенное на участке 1 летом 2010 г. и приведшее к вырубке опушечной растительности, произрастающей на границе леса, привело к тому, что эти прилегающие к трассе участки, поросшие древесной растительностью, перестали использоваться животными всех модельных видов. (Иногда к трассе по лесным дорогам выскакивали зайцы-беляки, в 20–15 *м* от автотрассы разворачивались двумя прыжками в противоположном направлении и уходили в лес по своему следу).

Предпочитаемые классы объектов умвельта лесной куницы представлены в следующем списке[39]: 1) дерево; 2) куст; 3) заросли кустов; 4) лес (дубрава, вязовый лес, сосновая лесопосадка, березняк, осинник); 5) валежина; 6) снежный бугорок; 7) следы и тропы куницы; 8) мочевые точки куницы; 9) метки куниц, оставленные на грунте и ветках; 10) поляна; 11) ветка, палка; 12) следы грызунов; 13) «пучок» деревьев; 14) старая лыжня; 15) пень; 16) бревна и растительный мусор, поросшие деревцами, кустарником и бурьяном; 17) стебли бурьянных трав; 18) покопка куницы (или своя старая покопка); 19) дуплистый осокорь (потенциальное место отдыха); 20) тропа грызунов; 21) выверт (вывернутый корень упавшего дерева, коряга); 22) наклоненный ствол дерева; 23) следы захода куницы под снег; 24) «посорка» дятла; 25) ниша под валежиной, бревнами; 26) экскременты косули; 27) покопки косули; 28) возвышение рельефа; 29) окраина леса; 30) древесный подрост; 31) след косули; 32) следы ночевок дроздов, снегирей в кустах и сами ночевки; 33) верхушка наклоненного дерева; 34) кусты кормовых растений (шиповник, боярышник, терн); 35) следы лося; 36) следы зайца-беляка; 37) гайно белки; 38) наброды врановых птиц; 39) наброды воробьиных; 40) яйцо дикой утки, находящееся под снегом; 41) яма в грунте, покрытая снегом; 42) верхняя часть склона оврага; 43) высокий берег протоки; 44) тальник; 45) следы кабана; 46) площадь, вскопанная кабаном; 47) сосновая лапа; 48) муравейник или муравьиная куча под снегом; 49) следы зайца-русака; 50) гнездо вороны, сороки; 51) следы землеройки (фото 5, 11, 12, 15, 17, 18, 31).

---

[39] При определении умвельта, как и при определении величины и анизотропности информационно-знакового поля, внимание исследователя направлено на объекты среды обитания, восприятие которых вызвало какие-либо ответные реакции особи. Тем не менее, умвельт, то есть некоторое множество классов объектов, на которые реагируют представители вида, это не то же, что величина знакового поля или его анизотропность. (Здесь умвельт рассматривается в региональном варианте и может быть понят в качестве умвельта субпопуляции). Умвельт выражается множеством классов объектов (назовем его множеством $\boldsymbol{X}$); этот показатель рассчитывается на основании анализа массивов данных и характеризует все врожденные и приобретенные гештальты (образы), инициирующие при их восприятии представителями субпопуляции какие-либо поведенческие реакции. Величина поля выражается числом классов объектов и характеризует не само множество (назовем его X_1), а только объем этого множества (X_1 является подмножеством множества $\boldsymbol{X}$, образующего умвельт). Анизотропность выражается числом единичных объектов среды обитания, относящихся как к различным, так и к одинаковым классам. Как величина, так и анизотропность поля рассчитываются на определенную протяженность следовой дорожки особи и характеризуют психофизиологические особенности индивида (или обобщенного представителя группы), взаимодействующего со средой обитания.

Таблица 11

Антропогенная трансформация окрестностей г. Самары

Группа показателей	Показатель	Среднее число встреч объектов, в пересчете на 3 *км* учетного маршрута			
		Рекреационная левобережная дубрава (участок 1)		Правобережная пойма (участок 2)	
		1983 – 1995	1996 – 2008	1983 – 1995	1996 – 2008
Рекреационная нагрузка в воскресный день первой декады февраля	Лыжники	6	2	147	68
	Пешеходы	4	7	42	52
	Собаки	2	6	2	3
	Кострища	2.2	7.6	1.2	6.8
	Следы снегохода	1.0	2.4	0.2	5.5
Сооружения	Заборы и строения	1.0	3.7	1.5	19.7
	Свалки мусора	1.0	10.4	0.5	3.9
Хозяйственное использование земель	Дороги	2.0	3.5	0.9	5.1
	Следы техники по целине	1.5	4.5	нет	5.8
	Вырубки	1.0	3.0	0.7	3.2
Браконьерство	Следы широких лыж	нет	нет	2.8	1.1
	Капканы, путики	0.5	0.1	0.7	0.4

Мало привлекательные для лесных куниц классы объектов (избегаемые): 52) следы лисицы; 53) мочевые точки лисицы; 54) дорога; 55) свежая лыжня; 56) тропа людей; 57) отдельный след человека; 58) следы собак; 59) наледи; 60) торосы; 61) междурядье сосновых посадок (держится вдоль рядков) (фото 7, 10, 14, 32).

Предпочитаемые классы объектов умвельта горностая: 1) куст; 2) бревна и растительный мусор, поросшие деревцами, кустарником и бурьяном; 3) снежный бугорок; 4) валежник; 5) ниша во льду, щель в наледи; 6) след горностая; 7) стебли бурьянных трав; 8) заросли тростика (и вегетативные, и генеративные); 9) тальник; 10) берег озера; 11) берег протоки, залива; 12) дерево; 13) следы куницы; 14) пень; 15) выверт; 16) ниша у комля дерева; 17) запах или шум грызунов из под снега; 18) ветка; 19) группа деревьев; 20) трещины в наледи; 21) ниша под надувом; 22) нора горностая; 23) стебли и заросли рогоза; 24) поляна; 25) залив; 26) наледь; 27) тропа ласки; 28) подрост деревьев; 29) круча; 30) склон оврага; 31) тропа грызунов; 32) кусок коры; 33) вершина склоненного дерева; 34) место взлета вороны; 35) наброды ворон; 36) ниша под кручей; 37) выверт наста; 38) след зайца-беляка; 39) шиповник; 40) наброды

мелких птиц; 41) яма в грунте, засыпанная снегом; 42) след зайца-русака; 43) норка грызуна (отверстие захода грызуна под снег); 44) следы землеройки (фото 3, 8, 33 – 36)[40].

Избегаемые классы объектов, входящие в умвельт горностая: 45) лыжня; 46) лесная дорога; 47) протока (широкое пространство без кустов и деревьев); 48) след снегохода; 49) тропа людей**;** 50) следы лисицы (фото 9, 37).

Предпочитаемые классы объектов умвельта ласки: 1) валежина; 2) отдельно произрастающий куст; 3) заросли кустов; 4) древесный подрост; 5) бревна и растительный мусор, поросшие деревцами, кустарником и бурьяном; 6) дерево; 7) ветка, палка; 8) завалы хвороста и растительного мусора, до верха засыпанные снегом; 9) насыпь (бровка), идущая по краю лесной дороги; 10) след ласки; 11) вершина склона оврага; 12) запах (и шум) мышевидных из-под снега; 13) заросли бурьяна; 14) семена деревьев, кустов и трав на поверхности снега, иногда – со следами мышевидных; 15) ниша у ствола дерева; 16) терновник; 17) поляна; 18) тальник; 19) ветка бересклета; 20) шиповник; 21) завал валежника; 22) кора; 23) снежный бугорок; 24) след грызуна; 25) тропа грызунов; 26) свои следы; 27) кочка; 28) ямка в снегу; 29) верхушка склоненного дерева; 30) пень; 31) след куницы; 32) ямка от следа лося; 33) край сосновой лесопосадки; 34) следы землеройки; 35) окраина леса (фото 6, 38 – 39).

Антропогенные классы объектов, с которыми ласка имела дело в местообитаниях, трансформированных людьми, не проявляя выраженных негативных реакций: 36) постройка; 37) забор; 38) лыжня; 39) дорога; 40) свалка бытового мусора; 41) штабель дров; 42) свалка строительного мусора; 43) завалы кирпича. Избегаемые классы объектов умвельта ласки: 44) след лисицы; 45) след горностая; 46) след собаки; 47) следы кошек; 48) следы снегохода; 49) пятна горючего от автотранспорта.

Проведя сравнение предпочитаемых и избегаемых классов объектов среды обитания обыкновенной лисицы и куньих, можно увидеть, что у каждого вида число избегаемых классов объектов составляет около 20 % от числа всех классов объектов, характерных для их умвельтов. Предпочитаемых классов объектов у лисицы обыкновенной больше, чем у куницы лесной, – в основном, за счет объектов антропогенной природы. По-видимому, такая картина наблюдается потому, что лисица обладает более сложной психикой и большей эврибионтностью, позволяющей животным этого вида дифференцированно

---

[40] Сложность дифференцирования классов объектов видового умвельта можно пояснить следующим примером. Для горностая, обитающего в Рождественской пойме р. Волги, в конце зимы представляют интерес вегетативные заросли тростника южного, а генеративные он оставляет без внимания. Связано ли это с локализацией нор водяной полевки, или это случайность – выяснить не удалось. Таким образом, вопрос о том, два вида классов объектов видового умвельта представляют собой вегетативные и генеративные заросли тростника, или это один класс объектов, – пока остается открытым.

оценивать реальную опасность, исходящую от беспокоящих факторов антропогенного происхождения (Владимирова, 2004а, 2013в).

Хотя небольшое антропогенное вмешательство в среду обитания лесной куницы и способствует выживанию этого вида (Корытин Н. С., 2013), лесная куница обычно избегает контактов с антропогенными объектами, сокращая площадь используемых угодий после того, как на них появляются новые антропогенные объекты (особенно это характерно для самок). В дальнейшем, с годами, куницы возвращаются на эти участки, особенно, если животным приходится при этом уходить с территорий, трансформированных действием антропогенного фактора в более высокой степени. (К территориям, которые куницы покидают, относятся гари, окраины леса со стороны дорог, места, населенные собаками). Некоторые самцы лесной куницы способны успешно адаптироваться к антропогенным объектам, длительно существующим на их участках (дорогам, трассам снегоходов, опорам ЛЭП, заборам, нежилым постройкам) (Владимирова, Мозговой, 2010б и др.). Лесная куница, а также лисица обыкновенная, могут некоторое время постоянно держаться около падали (собак, кроликов и кошек), прокладывая в снегу глубокие борозды, ведущие к месту кормежки (фото 40).

Горностай практически «не замечает» наличия антропогенных объектов во время интенсивной добычи корма, но негативно реагирует на них при переходах на другой кормовой участок или переходах к месту отдыха. (Имеются в виду отдельные следы человека, следы собак, тропинки, лыжни, грунтовые дороги, следы снегохода, опоры ЛЭП, мусор антропогенного происхождения – пакеты, ржавые железки, куски пластмассы) (фото 41). При их восприятии, если это происходит по ходу территориальной активности, горностай резко меняет направление хода (иногда останавливается за 1.5 – 3 метра до объекта, после чего опускается на лапы или в положение сидя), уходит большими прыжками в направлении, противоположном первоначальному, заходит в снег (если снег глубокий и рыхлый), минирует толщу снега и выходит на поверхность в 3 – 5 *м* от избегаемого объекта.

Что касается ласки, то, по-видимому, способность обитать на задворках жилья человека без проявления негативных реакций на постоянные антропогенные объекты (строения, заборы, штабеля дров, доски, мусор, металлические емкости), объясняется мелкими размерами ласок, которые, заходя в различные укрытия небольшого диаметра, способны к успешному избежанию опасности.

Различие множеств классов объектов, характеризующих умвельты лисицы и куньих, в первую очередь свидетельствует о различиях их экологических ниш

(Захаров, 2005; Владимирова, 2010г, 2012м)[41]. Кроме того, различие видовых умвельтов говорит о различном уровне сенсорно-перцептивной избирательности (Хайнд, 1975, с. 131, 530), обусловленной видоспецифическими особенностями животных исследованных видов. Эти особенности ассоциированы со сложностью высшей нервной деятельности, а также с разнообразием среды обитания и динамикой образа жизни (Хайнд, 1975; Зорина и др., 2002; Мозговой, 2005а; Филипьечев, 2006; Владимирова, 2012и, 2013е и др.).

Чем примитивнее зоопсихологические функции животных какого-либо вида, тем в большей мере их умвельт (и способность к обучению) имеет видоспецифические, а не индивидуальные границы вариативности (Хайнд, 1975; Дьюсбери, 1981; Меннинг, 1982). Например, по интенсивности информационного взаимодействия со средой обитания, одна особь белки или полевки в меньшей степени отличается от другой особи белки или полевки, чем одна особь лисицы обыкновенной или куницы лесной от другой особи своего вида.

Интенсивность взаимодействия особи с теми или иными объектами среды обитания служит показателем ценности данных объектов. В кибернетике ценность информационного сообщения принято определять как повышение вероятности достижения цели в результате использования этого сообщения (Харкевич, 1968). В практике троплений различная «оценка» животными внешних объектов выражается в разном количестве элементарных двигательных реакций, проявленных особью, – в связи с распознаванием данных объектов и взаимодействием с ними (Osgood et al., 1957; Моррис, 1983а, 1983б; Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992). Способность

---

[41] Встает вопрос: как можно использовать знание классов объектов, слагающих умвельты животных разных видов? Один из примеров такого использования – исследование знакового поля коинформативного комплекса популяций, в данном случае – популяций родентофагов относительно близкой экологии (Мозговой, 2005а). «Н. П. Наумов подразделил сигнальные биологические поля на индивидуальные, популяционно-видовые, внутрипопуляционные и биоценотические (Наумов, 1977в). Знаковое поле коинформативного надпопуляционного комплекса включает, в данном случае, знаковые поля популяций лисицы обыкновенной, куницы лесной, горностая и ласки обыкновенных. Они объединены на основе преимущественного и относительно интенсивного реагирования особей на одни и те же объекты внешней среды. Когерентные характеристики (мера взаимосвязанности) данного комплекса проанализированы в трех основных направлениях. Во-первых, произведен сравнительный анализ знаковых полей по качественному составу объектов, вызвавших двигательные реакции животных. Во-вторых, сопоставлены информационные ценности объектов, воспринимаемых всеми видами комплекса, и ценности объектов, воспринимаемых видоспецифично. В третьих, определены различия в потребности разных видов в информационном ресурсе среды, несущем сведения о приспособительных реакциях животных данного комплекса, то есть, выявлена иерархия межвидовых сигнальных отношений». (Владимирова, Мозговой, 2006а, с. 221).

к смысловой категоризации и оценке какого-либо объекта внешней среды представляет собой прагматическую функцию переработки внешней информации (Sebeok, 1972, 1976, 2001; Симкин, 1976; Эко, 1998 и др.). Категоризация и оценка объектов внешней среды происходят еще на стадии восприятия (Kahneman, 1973; Анохин 1978в; Найссер, 1981; Гусев, 2007 и др.). Можно сказать, что прагматическая функция особи по переработке внешней информации может быть измерена числом элементарных двигательных реакций, генерированных особью при восприятии данной информации, причем значение полученной информации может быть, как положительным (по «знаку» эмоциональной реакции), так и отрицательным (Мозговой и др., 1998).

3.1.2. Некоторые особенности реагирования лисицы и куньих на объекты совместной среды обитания

Видоспецифические характеристики ответных реакций, проявленных лисицей обыкновенной и куньими при восприятии объектов среды обитания. Некоторые особенности восприятия информации об объектах антропогенного происхождения у лисицы и куньих

На территориях левобережной рекреационной дубравы и правобережной Рождественской поймы (табл. 9 – 11, рис. 11) было проведено исследование реакций животных модельных видов на следы конспецификов и гетероспецификов, а также на иные объекты естественной и антропогенной природы (по функциональному значению объекты могут быть, к примеру, пищевыми, коммуникативными, ориентировочными, по физической природе – биогенными, абиогенными, антропогенными, ландшафтными, растительными и т. п.) (Владимирова, Мозговой, 2006а). Было рассмотрено воздействие наиболее типичных объектов и событий пригородной среды Самары на поведение лисицы и куньих. Анализ зимних троплений лисицы и куньих показал, что антропогенные объекты, главным образом, оказывают на поведение животных этих видов активизирующее воздействие, возможно, стрессового характера. Было исследовано влияние на поведение животных модельных видов рекреационной нагрузки (транспорт, отдыхающие с собаками), свалок мусора, пустырей, редко посещаемых и заброшенных строений, тропинок, грунтовых и шоссейных дорог, вырубок, линий электропередачи, заборов, кострищ, следов пикников.

Антропогенное изменение биотопов обитания оказывает влияние на восприятие среды животными, а применение параметра «ценность одного объекта», который равен числу элементарных реакций, проявленных особью при одном восприятии объекта, позволяет выявить детали этого явления. Число реакций, проявленных животными при исследовании антропогенного объекта, отражает степень его детализации при положительной (по эмоциональному

знаку) заинтересованности особи. При защитном поведении (отрицательная эмоция) число проявленных реакций отражает интенсивность стрессового воздействия объекта на воспринимающую его особь. Чем выше ценность знакового объекта, тем большую информационную нагрузку он несет. Отношение лисиц, куниц, ласок и горностаев к антропогенным объектам, как правило, различается: лисицы активно разыскивают антропогенные объекты и включают их в свое адаптивное поведение, куньи, как правило, избегают подобных объектов или подходят к ним по ранее оставленным следам лисиц. Интересно, что ценность одного объекта[42] антропогенной природы, обнаруженного куницами, ласками и горностаями по следам лисиц, оказалась, в среднем, в полтора – два раза ниже этого показателя, определенного для тех случаев, когда куньи находили антропогенные объекты независимо от следов лисиц. По всей видимости, подражание поведению лисиц снижает стрессовое воздействие антропогенных объектов на куньих.

В антропогенной среде обитания (рис. 11) средняя ценность объектов, входящих в умвельты всех модельных видов, оказалась в 2.1 раза выше, чем средняя ценность объектов, специфичных для умвельтов каждого из рассматриваемых видов. В расчете на 1000 *м* следовой дорожки, лисицы проявляли, в среднем, 29.5 элементарных двигательных реакций на объекты антропогенного происхождения, куницы – 53.7 реакций, горностаи – 46.9 реакций, а ласки – 21.9 реакций. Средние ценности одного антропогенного объекта составили следующие показатели: в поведении лисиц – 1.7 элементарных реакций, проявленных особью при восприятии данного объекта (*lim* 1–7, *st.dv.* 1.9); в поведении куниц – 2.5 реакций (*lim* 1–6, *st.dv.* 1.5); горностаев – 3.1 реакции (*lim* 1–5, *st.dv.* 2.5); ласок – 2.6 реакции (*lim* 1–6, *st.dv.* 1.9) (Владимирова, Мозговой, 2006а, с. 224).

Для лисиц пищевые объекты антропогенной природы обладали высокой ценностью при всех функциональных формах активности. При кормопоисковой активности в пригородной среде обитания, лисицы чередовали стереотипные реакции, проявленные в отношении мышевидных грызунов, и выученное поведение, проявленное в отношении объектов питания антропогенной природы. Даже несъедобные объекты антропогенной природы вызывали у лисиц исследовательское поведение. По-видимому, встречи с такими объектами вызывали у них ассоциативную связь с синантропным питанием на свалках мусора и по задворкам жилья человека. Несмотря на инстинктивную стереотипию движений при добыче мышевидных грызунов, обнаруженные покопки кормящейся особи родентофага-гетероспецифика (имеются в виду

[42] Ценность объекта равна числу элементарных реакций, проявленных особью при одном его восприятии (то есть, ценность объекта – это число элементарных реакций, входящих в состав одной ситуативной единицы поведения).

млекопитающие-родентофаги) всегда вызывали у лисиц и куньих высокие показатели ценности, сопровождаясь большим количеством элементарных двигательных реакций.

Следы лисицы, куницы, норки американской, выдры, енотовидной собаки, барсука, горностая, ласки, следы пищевого поведения врановых птиц, а также элементы растительности или рельефа, которые обычно из года в год маркируются хищными животными, – вызывали при встрече с ними у лисицы и куньих ответные реакции с высокими показателями ценности. Восприятие лисицей и куньими ландшафтных объектов (кустарник, деревья, валежник, овраги, поляны), сопровождалось, как правило, меньшим количеством элементарных реакций, чем восприятие следов родентофагов.

В умвельтах лисицы, куницы, горностая и ласки имеется общая часть, состоящая из классов объектов среды обитания, на которые реагируют представители всех модельных видов исследования. Несмотря на межвидовые различия количественных характеристик поведенческих реакций, в качественном отношении родентофаги обитают в идентичных условиях, особенно в начале зимы, когда снег еще не так глубок. Помимо объектов, ориентирующих животных при перемещениях и поиске корма, в общие части видоспецифических умвельтов входят такие классы объектов как следы зайцев, лосей, косуль, кабанов, белок и землероек.

Есть в видоспецифических умвельтах и отличия, указывающие на специфику биоценотических связей изучаемых видов. Так, лисицы чаще куньих реагируют на следы деятельности людей и техники, а также на следы жизнедеятельности копытных, следы зайцев (беляка и русака), кормовые «столики» норок. Специфичными для куницы являются контакты со следами деятельности врановых, мелких воробьиных птиц и дятлов. Птицы, наряду с грызунами, входят в группу основных кормов куниц, причем самки куниц чаще охотятся на птиц, чем самцы. У горностая, так же, как у куницы и ласки, наиболее часты контакты со следами деятельности лисицы, а также с водяной полевкой и гидробионтами из заморных водоемов поймы (объектами питания горностая). В целом, в поведении горностая посещаемость заморных озер и проток, в расчете на 1000 *м* следов, выражается числом 3.9, в поведении лисицы – числом 3.4, куницы – 1.0 реакций.

В поведении представителей всех модельных видов, наибольшее число реакций, включая попытки подражательного поведения, вызывают следы конспецификов. На втором месте, по инициированию поведенческих реакций, для куньих стоят следы лисицы. Лисица, помимо внутривидовых коммуникаций, активно реагирует на следы куницы. «Повадка ходить своим следом» связывается, прежде всего, с оборонительными реакциями животных (Матюшкин, 1977). В данном исследовании было выяснено, что у лисицы, куницы, горностая и ласки эта повадка распространяется не только на

собственные следы и следы животных своего вида, но также наблюдается и в отношении следов родентофагов-гетероспецификов. В поведении лисицы отмечена максимальная ценность классов объектов, представляющих собой следы жизнедеятельности особей своего вида (и антропогенного происхожения). В совместной среде обитания лисица в большей степени, чем куньи, проявляет спонтанное поведение, а куньи ориентируются на следы деятельности лисицы. В этой связи, лисицу, для которой характерны разнообразные контакты со следами деятельности человека и интенсивная внутривидовая коммуникация, можно назвать «ядром» комплекса информационно взаимосвязанных видов, состоящего из лисицы обыкновенной, куницы лесной, горностая и ласки (Мозговой, 2005а).

В отношении информационной ассимиляции лисицей и куньими различных классов объектов среды обитания, можно сделать ряд выводов, которые здесь отмечаются в качестве наиболее вероятных тенденций. Сталкиваясь со свежими следами лисиц, куницы, горностаи и ласки, как правило, проявляют один из двух типов поведения. Иногда куньи демонстрируют реакции стрессового характера: изменяют тип аллюра, останавливаются перед следом лисицы, делают попытку повернуть назад по своим следам или уходят в сторону, снова останавливаются, подбираются к лисьему следу мелкими шажками, перепрыгивают его и убегают галопом на большое расстояние. Данная форма поведения отмечена при повышенной плотности следов лисиц. Иногда куньи ведут себя иначе: изменяют направление передвижения и начинают перемещаться по следу лисицы, подробно его исследуя. Иногда куницы и горностаи идут до 20 *м* по свежей тропе лисицы, а ласки – до 4 *м*. В ряде случаев куньи проходят по следу лисицы в одну сторону, затем возвращаются назад и метят след. Всегда объекты такого рода инициируют в поведении куниц достаточно высокие показатели ценности, то есть восприятие объекта сопровождается большим числом элементарных реакций.

Если в условиях обычной, средней, численности популяции лисицы обыкновенной куньи встречают следы кормившейся лисицы, то они, как правило, тоже начинают реализовывать поисково-пищевое поведение, вплоть до смены доминирующей на данный момент времени формы активности. В 80 % встреч следов поиска лисицами грызунов, куницы тоже делали покопки в снегу. Ласки почти всегда уходили в снег в местах покопок лисиц, горностаи – реже, но тоже делали покопки, реализуя подражательное поведение.

В случае, когда в антропогенной среде обитания лисицы выходили на лыжный след, и здесь же этот след встречали куницы, горностаи или ласки, то куньи, в 90 % таких ситуаций, проявляли подражательные реакции – тоже шли по лыжному следу. Если куньи встречали лыжню без следа лисиц, то они уходили в сторону или пересекали ее большими прыжками. Иногда самцы

куницы, которые всегда мотивированы в отношении антропогенных объектов выше, чем самки, шли по лыжне, а не по следам лисицы, но только в пригородных биотопах. По наблюдению Д. П. Мозгового (Владимирова, Мозговой, 2006а), куницы обоих полов, обитающие в Башкирском заповеднике, реагировали на свежие лыжни однозначно – уходили, проявляя реакции стрессового характера.

Зимой лисицы часто мышковали, ориентируя перемещение по дорогам и тропинкам. Возможно, грызуны скапливаются вдоль дорог, поскольку снег здесь уплотняется и промерзает до почвы, что, с одной стороны, препятствует передвижению полевок и мышей под снегом, затрудняя миграции и вызывая повышение их плотности, а с другой – способствует передвижению лисиц, особенно в многоснежные зимы. Обнаружив в антропогенной среде обитания следы снегохода, лисицы, ласки и горностаи иногда шли по кромке следа, делали покопки, при этом ласки «ныряли» в снег в поисках пищи. Куницы вдоль следа снегохода покопок никогда не делали. Зимой лисицы часто добывали мышевидных грызунов вдоль постоянных лыжных маршрутов.

Наибольшую поведенческую активность лисицы и куньи проявляли в тех микростациях, в которых ранее оставленные следы свидетельствовали об успешном мышковании предшественников. При встрече со следами лисицы и куньих, несущими сведения о жизнедеятельности в состоянии стресса, вызванного, например, фактором чрезмерного беспокойства, другие особи данной группы проявляли пассивно-оборонительные реакции (уходили большими прыжками).

Продолжительность суточных ходов мелких куньих значительно варьировала в пределах вида. Удалось определить точные продолжительности суточных наследов ласки[43]: 1214 *м*, следы предположительно оставил самец, начало февраля; 740 *м* – предположительно самец, середина января; 1135 *м* – предположительно ювенильная самка, середина января; 1040 *м* – предположительно взрослая самка, конец марта. Точные продолжительности суточных наследов горностаев составили: 3290 *м* – предположительно самец, середина февраля; 570 *м* – предположительно самка, начало января. Небольшие объемы материала по продолжительности суточных ходов ласок и горностаев объясняются широким использованием животными этих видов продолжительных подснежных ходов (при условии рыхлого снега), а также частыми дневными оттепелями, характерными для территории исследования,

---

[43] При характеристике суточного хода ласки и горностая имеется в виду надснежный ход, доступный наблюдению, с учетом участков между входом особи под снег и выходом.

начиная со второй декады февраля[44]. В начале зимних полевых сезонов территория Рождественской поймы мало доступна для изучения на предмет следовой активности ее обитателей, в связи с отсутствием прочного льда на протоках, старицах и озерах. Территория левобережной дубравы в этом отношении более благоприятна, но здесь, из-за высокого уровня антропогена, обитает значительно меньше диких зверей (за исключением лисиц).

Являясь конкурентами по некоторым ресурсам и оставляя в совместной среде обитания следы приспособительного поведения, лисица и куньи «обмениваются» сведениями о местах кормежки, возможностях безопасного и комфортного передвижения, приобретенных способах избежания контактов с объектами антропогенного происхождения, тревожащими животных, а также информацией о навыках розыска объектов питания антропогенного происхождения. Ресурсные и пространственные особенности местообитаний, которые используются лисицей обыкновенной в антропогенной среде, одновременно вызывают сдвиг ниши куньих, проявляющих подражательные реакции на следы жизнедеятельности лисицы.

Характеристики знакового поля таких хищных млекопитающих, как лисица обыкновенная, куница лесная, горностай и ласка обыкновенные, зависят от видовой принадлежности особи и степени антропогенного освоения среды обитания. В биотопах с повышенными значениями антропогенного воздействия на природу, возрастают параметры знакового поля лисицы, куницы и горностая и ласки. Также они варьируют при разных функциональных формах активности. Животные этих видов редко вступают в непосредственные контакты; обитая на одной или смежных территориях, они контактируют через совместно используемую среду. За исключением периодов гона и выхаживания детенышей, их образ жизни можно охарактеризовать как одиночный, в составе довольно разреженных популяций. Тем не менее, информация о приспособительном поведении одних особей может оказаться доступной для других, «при условии направленности их внимания на такие внешние сигналы» (Мозговой, 2005а). Перерабатывая полученную информацию, животные одновременно изменяют внешние условия, оставляя сведения о своей приспособительной жизнедеятельности для последующих обитателей.

Проведенное исследование подтвердило современные представления о воздействии антропогенного фактора на величину реализованной млекопитающими экологической ниши и характер их поведенческих реакций. Животные тех видов, которые обычно проявляют повышенную осторожность в

---

[44] Снегопады заметают старые следы, что делает возможным определение суточного хода, но активирует подснежные перемещения мелких куньих. Оттепели, а также яркий солнечный свет, «портят» отпечатки следов, идущих по открытой местности, и если особь проявляет активность в постоянных местах, то, при оттепелях и ясной погоде, старые и свежие следы становятся практически неразличимыми (оплавляются по периметру).

отношении антропогенных объектов, тем не менее, имеют возможность ассимилировать информацию среды обитания, трансформированной влиянием человека. Происходит это опосредованно, через следы деятельности более лабильных видов коинформативного комплекса популяций животных относительно близкой экологии, посредством подражательных реакций на объекты ландшафта, относительно идентичного для всей группы. Таким образом, поведенческая активность в совместной среде обитания информирует животных о ее состоянии, и, в конечном итоге, корректирует адаптивные поведенческие реакции (Владимирова, Мозговой, 2006а).

3.2. Ориентировочное поведение лисицы обыкновенной и куницы лесной

Соотнесение изменения прямолинейного передвижения особи с определенным объектом или событием. Список ориентировочных объектов лисицы обыкновенной и куницы лесной (общая и особенная части списка). Видовые особенности ориентировочного поведения лисицы обыкновенной и куницы лесной

Была поставлена задача выявления особенностей ориентировочного поведения двух видов родентофагов, населяющих окрестности г. Самары. Виды отличаются по степени приспособленности к действию антропогенного фактора. Сравнение ориентировочного поведения лисицы обыкновенной и куницы лесной, возможно, поможет прояснить фактическую картину их поведенческих адаптаций (Владимирова, Мозговой, 2007а).

Ориентировочные реакции выполняют различные функции (Наумов, 1970; Орлов, 1970; Аракелов, 1984), в том числе, способствуют получению «опережающих» (Анохин, 1978в) сведений о внешних объектах и событиях. «Информационная функция территориального поведения» особенно важна для животных «с интенсивным типом использования территории» (Шилов, 1977, с. 143); к таким видам относятся лисица обыкновенная и куница лесная (Наумов, 1970; Корытин, 1979; Соколов, Рожнов, 1979 и др.).

При локомоции млекопитающие часто совершают незавершенные реакции, которые могут быть классифицированы как «начатые, но незаврешенные попытки передвижения по грунту» (Владимирова, Савинов, 2014). Чаще всего передвижение в привычных местообитаниях животные совершают широким полукругом, проявляя отдельные ориентировочные реакции также и в противоположном направлении, как бы обходя опасный открытый участок со стороны (рис. 12). Такие «попытки передвижения» сопровождаются ориентировками на открытое пространство, и формально проявляются в том, что особь оставляет на снегу отпечаток передней лапы (иногда – обеих передних лап), ориентированный в направлении,

противоположном последующей основной двигательной активности (Мозговой и др., 1998; Владимирова, Мозговой, 2007а).

Причины данного явления различные. У белок, например, относительно короткая шея, и они не могут оглядываться при локомоции, поэтому для безопасности ориентируются в сторону, прежде чем начнут передвижение вперед. Наблюдая за следами лисиц, было обнаружено, что увеличение, против обычного, частоты встречаемости попыток локомоции в направлении, противоположном основному вектору локомоции, свидетельствует о повышенном эмоциональном напряжении вытрапливаемой особи, и часто наблюдается в пригородных биотопах, значительно измененных антропогенным фактором (Владимирова, 2004а, 2010д; Владимирова, Мозговой, 2010а; Склюев, Владимирова, 2009).

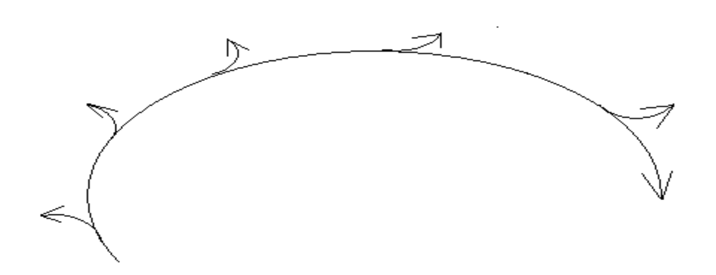


Рис. 12. Схема типичной ориентации лисицы и куньих, которая обычно осуществляется одновременно в двух направлениях: ориентированном во внешней среде по ходу основной локомоции (показано большим полукругом) и ориентированном относительно положения собственного тела (маленькие стрелки)

Поведение (и сопутствующие ему психические процессы) принято подразделять на «полезависимое» (1) и «поленезависимое» (2). Второе появляется в эволюции и онтогенезе значительно позднее первого и предполагает общую ориентацию особи не на отдельные объекты среды, а на самореференцию в пространстве (Нуркова, 2006; Зорина, Полетаева, 2002). Полезависимая ориентация чаще сопровождает локомоцию, осуществляемую по постоянным тропам. Естественно моделировать поведение хищных млекопитающих во внешней системе координат, поскольку млекопитающие систематической группы наземных хищных (не приматы) обладают преимущественно процедурным, а не декларативным типом психических

процессов,[45] а также внешне ориентированной сенсорно-пространственной матрицей (Quillian, 1968; Paivio, 1986; Singer, Salovey, 1993).

Ориентировочная реакция возникает у животных в случае рассогласования результатов, намечавшихся особью в ходе поведенческой активности, с результатом, полученным в реальности (Анохин, 1978а, 1978б). Кроме того, ориентировки сопровождают «сложные поведенческие реакции», «характеризующиеся необходимостью выбора одной траектории поведения из множества возможных и, следовательно, необходимостью принятия решения» (Умрюхин, 1978, с. 360).

Исследовали видоспецифические особенности ориентировочного поведения лисицы обыкновенной и куницы лесной, выявленные методом детальных троплений. Составлен список ориентировочных объектов, рассмотрены общая и особенные части этой пространственной составляющей экологических ниш. Ориентировки лисицы обыкновенной и куньих, населяющих самарские окрестности, характеризуются рядом особенностей. Лесная куница предпочитает ориентироваться на деревья, в кроны которых этот зверек уходит в случае опасности (Владимирова, Савинов, 2013). Горностай, при прочих равных условиях, предпочитает держаться у воды и ориентироваться на кусты и отдельные деревья, а ласка – держаться на краю леса, ориентируясь на кустарниковые заросли и валежины (Владимирова, 2012м, 2013е). По сравнению с другими куньими, населяющими Самарские окрестности, ласка «терпимее» относится к обитанию вблизи жилья человека. Ласка практически не реагирует негативно на антропогенные объекты (по-видимому, не распознает в них потенциальную опасность).

Приведенные выше классы объектов умвельтов обыкновенной лисицы и лесной куницы показывают, что животные этих видов ориентируются как на удаленные объекты, так и на объекты из ближайшего поля восприятия. Тем не менее, перемещаясь по грунту, куница лесная, горностай и ласка отличаются от лисицы обыкновенной тем, что обзор пространства у куньих в большей мере интенсивен, чем экстенсивен: зрительно распознаваемые объекты расположены, в основном, вблизи (Владимирова, Мозговой, 2006а).

Была поставлен задача определения избирательности пространственной составляющей экологических ниш, используемых лисицей обыкновенной и

---

[45] Процедурный тип психических процессов предполагает запоминание последовательности действий, без создания психического образа ситуации. Декларативный тип психических процессов предполагает следующие процессы: 1) запоминание отношений между событиями в их причинно-следственной связи (Мак-Фарленд, 1988); 2) создание «когнитивных карт местности» (Толмен, 1980); 3) участие сложных навыков в решении новых задач (Бернштейн, 1966, 1999).

лесной куницей[46]. Также были поставлены следующие задачи: а) описать, как выражаются ориентировочные реакции у животных этих видов, т. е., к каким объектам и событиям внешней среды они приурочены и в какой мере являются спонтанными реакциями; б) обнаружить различия в использовании ориентировочных объектов лисицей и куницей, если они существуют; в) выяснить, используются ли для ориентировок особенности топографии местности; определить, в какой мере использование зон активности, расположенных выше поверхности грунта, способствует ориентировкам (передвижение по валежинам, локомоция по возвышениям рельефа, ход по деревьям) (фото 42 – 43).

Использовались материалы зимних троплений, проведенных в окрестностях г. Самары в 1993 – 2006 гг. (табл. 10). Протяженность отдельных индивидуальных следовых дорожек лисиц составляла около 5000 *м,* куниц – около 2500 *м*. (В связи с высокой изрезанностью рельефа территории исследования и уходом куниц на деревья, большая часть материала троплений представляет собой записи неполных суточных ходов).

В узком смысле, под ориентировочной понимают реакцию, служащую для определения особью своего местоположения. Однако, учитывая сложность диагностики ориентировочной мотивации животного, генетическое родство и феноменологическое сходство ориентировочных и исследовательских реакций, в данном случае под «ориентировкой» понимали такую поведенческую реакцию животного на какой-либо объект или событие, которая оставляла на снегу характерный отпечаток (табл. 4, пункт 18) или инициировала изменение направления перемещения (поворот).

Принимали во внимание пространственные ориентировки животных, осуществленные в ходе локомоции при всех формах активности (Vladimirova, 2011). Как правило, ориентировочная реакция сопровождается остановкой. Для получения информации животные вытягивают шею, поднимают голову, поднимаются на возвышенности. Куница и, в особенности, лисица, ориентируются на заметные элементы растительности и ландшафта (особенно – на отдельно стоящие деревья), а также, при перемещении по следам конспецификов и гетероспецификов, на эти следы (рис. 13а, 13б).

Изменения прямолинейного передвижения особи могут быть с высокой степенью однозначности соотнесены с каким-либо определенным объектом

---

[46] Термин «экологическая ниша» применяется также для обозначения особенностей взаимодействия популяции со средой обитания (Джиллер, 1988 и др.). Иногда отдельные особи или внутрипопуляционные группы, из всего многообразия ресурса, доступного для популяции в целом, специализируются на использовании узкой части спектра. В этом случае сравнение и оценка «специфической избирательности ресурса» могут быть выполнены методом сопоставления меры сходства использования ресурса, с помощью индексов разнообразия (Шенброт, 1986 и др.).

среды обитания (табл. 12, рис. 13). Известно, что у наземных млекопитающих, особенно хищников, решающую роль при ориентации играет обоняние. Хищные млекопитающие приурочивают мочевые точки к заметным элементам ландшафта и растительности, поэтому визуальная ориентация сопровождается у них ольфакторной (Корытин, 1972а, 1972в; Ванисова и др., 2013 и др.). Визуальная ориентация, по-видимому, играет не менее важную важную роль, поскольку в некоторых случаях направление передвижения (по ветру) и погодные условия (сильный мороз, слякоть) значительно ограничивают возможности ольфакторной ориентации (Корытин, 1979, 1986). Запах маркировки, нанесенной в период подъема численности популяции, не выветривается и остается распознаваемым для животных в течение нескольких лет (Соколов, 1977). У животных складывается стереотип обхода индивидуального участка, включающий, в качестве ориентира, пахучие метки (фото 19, 28, 43).

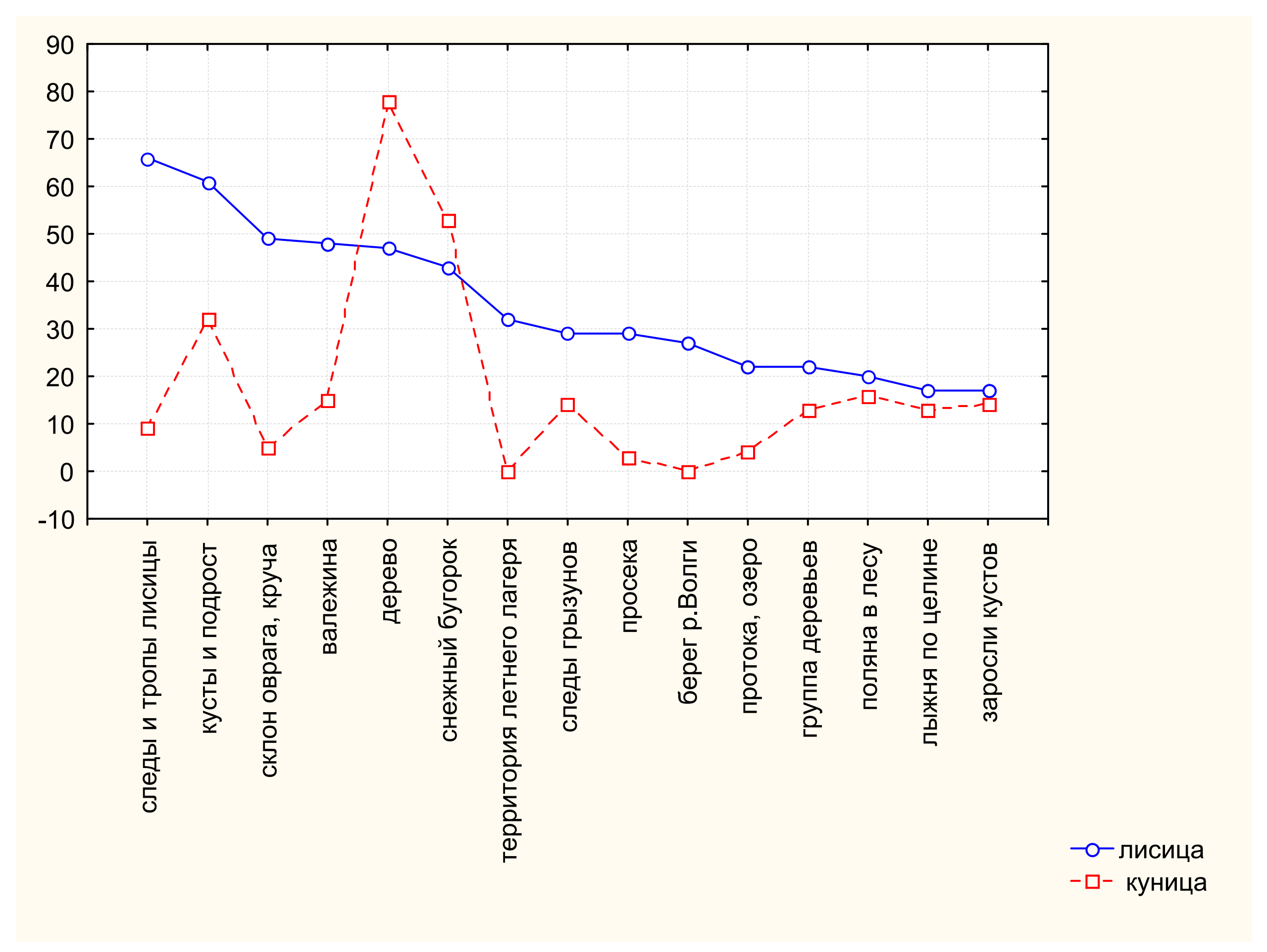


Рис. 13а. Пятнадцать наиболее предпочитаемых ориентировочных объектов среды обитания лисицы обыкновенной в окрестностях г. Самары. По вертикали обозначено число использований данного объекта в качестве ориентира в расчете на 5000 элементарных двигательных реакций.

В природе могут наблюдаться ситуации, когда запахи пахучих меток остаются в биотопах, в то время как визуальные ориентиры, совмещенные с этими метками, исчезают. При троплениях двигательные реакции животных, проявленные в ответ на восприятие таких обонятельных стимулов, могут быть ошибочно определены как самопроизвольные (автохтонные) реакции, в то время как по своему происхождению это типичные реакции на внешние объекты (Наумов, 1973; Мозговой и др., 1998 и др.).

У зоолога, ведущего наблюдение, и животных, следы которых изучаются, сенсорно-перцептивные процессы существенно различаются. (У человека, кроме образной, существует символическая система восприятия, категоризации, памяти, мышления и других психических функций (Иваницкий и др., 1984 и др.). Восприятия у человека и животных уже на уровне сенсорно-перцептивных процессов имеет разную природу. Предполагают, что у животных решающую роль играет биологическая мотивация, в то время как поведение человека управляется не только мотивацией, но также памятью и социально подкрепляемыми навыками. Кроме того, хищные млекопитающие, в том числе лисица обыкновенная и куница лесная, получают максимальное количество информации не перед собой, как человек, а по бокам головы. Поэтому в данном исследовании объекты и события внешней среды, воспринятые животными, регистрировались на основании двигательных реакций, генерированных самими животными.

Известно, что интенсивность информационно-знакового взаимодействия животных со средой обитания зависит, в первую очередь, не столько от «концентрации» знаковых объектов в природе и их материальных характеристик, сколько от активности и функциональной сложности реципиентов знаковой информации – животных, мотивированных активным поисковым поведением[47] (Мозговой, Розенберг, 1992 и др.). На одну эквивалентную дистанцию лисицы, равную 1000 *м* ее следов, приходится около 8–15 ориентировочных реакций, а на эквивалентную дистанцию куницы (400 *м* следов) – 4–7 таких реакций.

У лисицы количество ориентировок варьирует в зависимости от формы поведения: оно максимально при кормопоисковой активности и минимально при пассивном избежании опасности. Куницы ориентируются с приблизительно одинаковой ритмической периодичностью при всех формах активности, что может быть объяснено более примитивными зоопсихологическими особенностями животных этого вида. (Для лесной куницы характерна меньшая, в сравнении с обыкновенной лисицей, индивидуальная вариативность поведенческой активности, хотя с возрастом навыки выживания особи в антропогенной среде обитания у лесных куниц повышаются (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012з).

[47] Еще одно проявление психологического «эффекта генерации», когда информация лучше запоминается и легче используется в случае, если пользователь информации принимает участие в ее генерации (Фабри, 1976; Нуркова, 2006 и др.).

Прежде всего, классы объектов ориентировок лисицы обыкновенной и куницы лесной отличаются потому, что лисица предпочитает закустаренные луга и овражистые биотопы с изрезанным рельефом, а куница – участки леса (Sidorovich et al., 2006, 2010; Владимирова, 2012м и др.). Также, на видовую специфику ориентировочных объектов влияют отличия линейных размеров тела животных этих видов (Абрамов, Хляп, 2012), а также их различное отношение к антропогенным объектам (Владимирова, 2004а; Захаров, 2005; Филипьечев, 2006 и др.). Животные преимущественно ориентируются на объекты, существующие долговременно, что соответствует современным зоопсихологическим представлениям о «когнитивных картах местности», моделируемых психикой животных (Толмен, 1997; Зорина, Полетаева, 2002 и др.) (фото 43). Следы животных своего вида для лисицы важнее, чем для куницы (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2006а и др.).

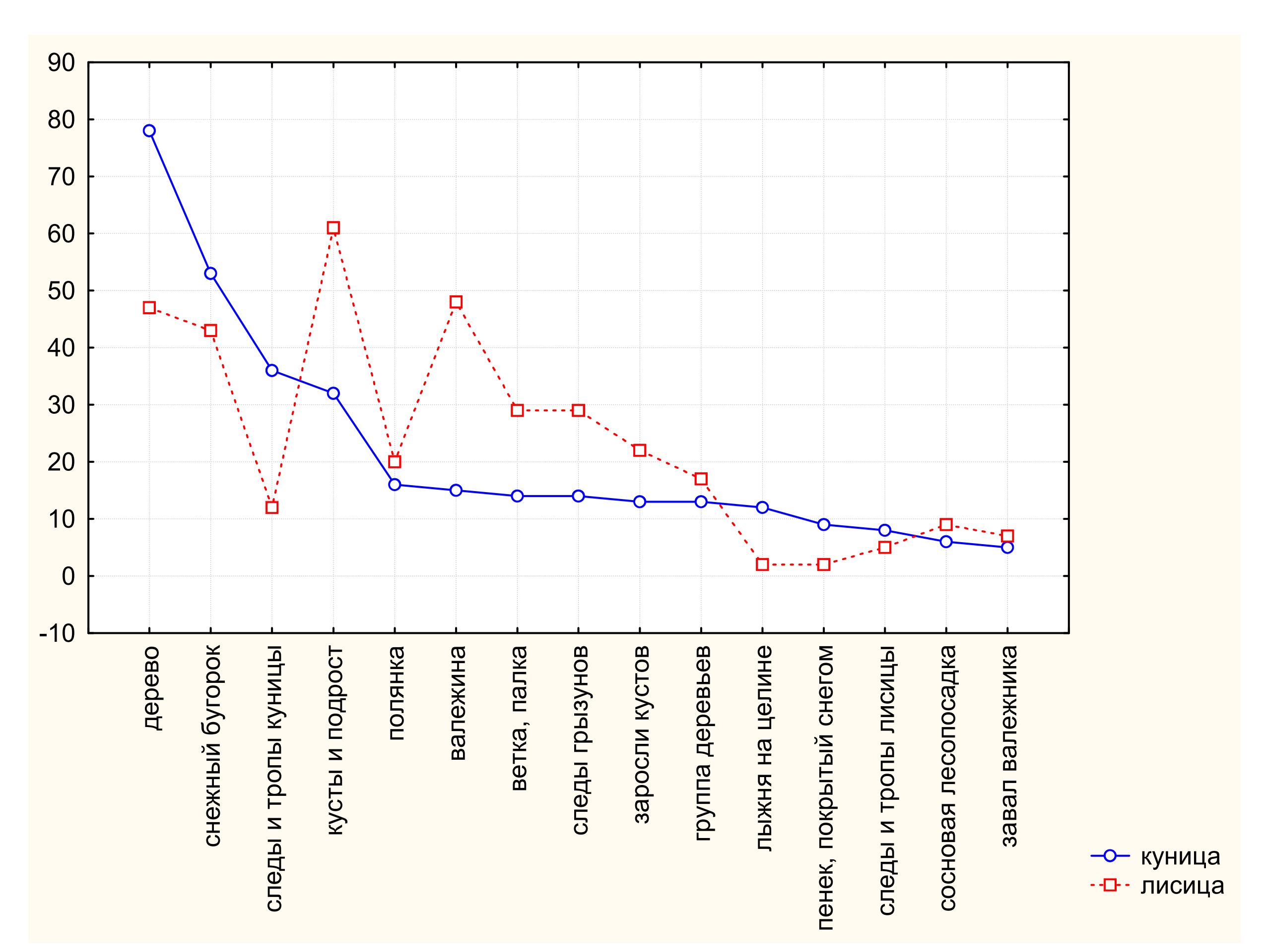


Рис. 13б. Пятнадцать наиболее предпочитаемых ориентировочных объектов знакового поля куницы лесной в окрестностях г. Самары[48]. По вертикали обозначено число использований данного объекта в качестве ориентира в расчете на 5000 элементарных двигательных реакций.

---

[48] Во время проведения этого исследования (1993 – 2007 гг.) формализация классов объектов среды обитания родентофагов была еще не завершена, поэтому в класс объектов «снежный бугорок» попала часть объектов классов «кусты» и «заросли кустов» (в конце многоснежных зим кустарники и кустарнички оказывались заметенными снегом).

На основании детальных троплений составлены списки классов объектов лисицы обыкновенной и куницы лесной, служащих для ориентировок. Исследованы видовые предпочтения, имеющие место при осуществлении животными ориентировочных реакций, а также выявлены общая часть списка и определены видовые различия (табл. 12). Расчет проведен на пятьдесят эквивалентных дистанций следов, что идентично пяти тысячам элементарных двигательных реакций, совершенных животными каждого вида. Внутри градаций (элементы растительности и др.) порядок представления данных соответствует уменьшению средней дальности восприятия ориентировочного класса объектов (для классов объектов, воспринимаемых визуально).

Таблица 12

Классы объектов умвельта лисицы и куницы, служащие для ориентировок (окрестности г. Самары, 1993 – 2006 гг.)

№	Классы объектов	Количество использований класса объекта в качестве ориентира	
		Лисица обыкновенная	Куница лесная
I. Элементы растительности			
1	Лес (вдалеке)	8	1
2	Дерево, стоящее отдельно	47	78
3	Группа деревьев	22	13
4	Сосновая лесопосадка	5	8
5	Куст, стоящий отдельно	1	1
6	Наклонное дерево	4	1
7	Ствол дерева, лежащий на земле (валежина)	48	15
8	Завал валежника	9	6
9	Кусты и подрост	61	32
10	Заросли кустов	17	14
11	Ветка, палка	3	4
12	Крупный пень и ствол сломанного дерева	7	5
13	Небольшой пенек, покрытый снегом	2	12
14	Заросли травы, камыша, рогоза	9	1
15	Пучки и стебли травы	12	3
II. Элементы микроландшафта			
16	Р. Волга, торосы на ней	27	нет
17	Склон оврага, круча	49	5
18	Озеро, залив, протока	22	4
19	Снежный бугорок, муравейник под снегом, снежный надув	3	53
20	Вершина гривы	4	2
21	Наледь, щель в наледи	5	4
22	Пойма ручья, ручей	нет	2

23	Полянка	20	16
24	Кухта, упавшая с ветки	1	1
Ш. Конспецифики, гетероспецифики и следы их жизнедеятельности			
25	Следы деятельности грызунов, запах, шум из-под снега	29	14
26	Следы и тропы лисицы	66	9
27	Мочевые точки и экскременты лисицы	9	1
28	Покопки лисицы	3	2
29	Следы и тропы куницы	12	36
30	Следы и тропы зайца-беляка	3	2
31	Следы и поеди белки	3	2
32	Следы кабана	2	нет
33	Следы косуль	1	2
34	Следы лося	4	3
35	Следы и кормовые столики норок	2	нет
36	Следы сорок	1	6
37	Тропа землеройки	нет	1
38	Следы кормежки мелких птиц	нет	1
39	Следы горностая	нет	1
40	Логова и лежки лисицы	6	нет
41	Логова и лежки куницы	нет	5
42	Падаль	2	нет
43	Личинки насекомых	нет	1
44	Наносы мусора на кустах после паводка	нет	2
IV. Антропогенные объекты			
45	Лесная дорога, тропа, просека	29	3
46	ЛЭП	3	нет
47	Большая дорога, шоссе	6	1
48	Территория пионерлагеря	32	нет
49	Следы собак	3	нет
50	Тропы и следы людей	3	1
51	Лыжня, идущая по целине	17	13
52	Лыжня, идущая по дороге	2	2
53	След лисицы, расположенный на лыжне	1	1
54	След куницы, расположенный на лыжне	Нет	1
55	Места отдыха людей (пикник)	1	1
56	Экскременты людей	1	Нет
57	Следы снегохода	2	Нет
58	Заросли хмеля (место игр куницы)	Нет	1
59	Ферма на круче	1	1
60	Шалаш	Нет	1
61	Кулек с пищевыми отбросами	1	Нет
62	Следы домашних коз	2	Нет
63	Прорубь у села	1	Нет
64	Штабель дров на вырубке	2	Нет
Итого (разнообразие):		55	50

При детальных троплениях не всегда удается однозначно определить объект или событие среды, на которое животное отреагировало движением, но всегда имеется возможность регистрации факта приспособительной реакции, что особенно важно в свете теории энергетического баланса (Kooijman, 2010 и др.), значимой с точки зрения возможностей выживания популяций диких зверей[49].

Сходство классов объектов, используемых для ориентировок лисицей и куницей, свидетельствует о сходстве их адаптивных зон. Это позволяет относить животных этих видов, обитающих на одной территории, к одному «коинформативному комплексу популяций экологически близких видов» (Мозговой, 2005а). Количество общих классов объектов ориентировок у лисицы и куницы равно 41 (63%). У куницы отсутствует 14 классов ориентировочных объектов, свойственных лисице. По функциональным формам активности, свойственным хищным животным, эти классы объектов можно свести в четыре группы, частично перекрываемые по функции: ландшафтно-территориальные, антропогенные, потенциально-пищевые, враги и конкуренты (табл. 13).

Таким образом, из четырех функциональных групп, отмеченных в табл. 13, куницы реже всего используют для ориентировок классы объектов, имеющие антропогенное происхождение. Лисица не ориентируется на десять классов объектов, свойственных для ориентировочной активности куницы. Куница, в свою очередь, не принимает во внимание четырнадцать классов объектов, имеющих значение для лисицы. Наименее важны для лисицы объекты ориентировок, связанные с конкурентными и потенциальными пищевыми отношениями. Это значит, что куница не расценивается лисицей как конкурент или потенциальная пища.

Из всего многообразия сигналов, поступающих на рецепторы животных из внешней среды, лисица обыкновенная и куница лесная, в первую очередь, реагируют на те, которые соответствуют их доминирующей мотивации (преобладающему намерению). Кроме функционально значимых стимулов, лисицы, как правило, реагируют маркировочной реакцией на все

---

[49] Одной из основных причин исчезновения диких животных выступает невозможность добычи ими необходимого количества корма (а также убежищ для выведения молодняка), в связи с сокращением безопасных местообитаний – не только в Африке, но и по всему миру (Гржимек, 1977 и др.). В конечном итоге, проблемы с антропогенной трансформацией биотопов обитания диких зверей «упираются» в энергетические ограничения, возникающие при сокращении участков обитания, пригодных для пропитания животных и потомства (Матюшкин, 2005 и др.). Кроме того, при сокращении численности популяций млекопитающих и усилении фактора беспокойства, снижается внутрипопуляционный полиморфизм (в сторону повышения доли особей с устойчивым типом высшей нервной деятельности), что неблагоприятно для потенциальных возможностей популяции к достижению устойчивых состояний (Северцов А. С., 2005 и др.).

новые и необычные стимулы, то есть распознают изменения, произошедшие в биотопах обитания[50].

Физическая доступность пространственных ресурсов совместных биотопов обитания для животных разных видов может быть различной, – в силу их зоопсихологических, этологических и размерных отличий. Имются в виду различияя во времени суточной активности, в предпочтениях передвижения по грунту, возвышенностям или деревьям и т. д.

В отношении лисицы обыкновенной, хищника-полифага, с легкостью переносящего антропогенные изменения мест обитания, можно предположить, что выбор индивидуального участка отражает избирательные предпочтения особи. Если условия какого-либо биотопа разнообразны, то лисицы, как правило, ориентируют свою активность так, чтобы она затрагивала все имеющиеся в среде ресурсы.

Что касается лесной куницы, то на отдельных территориях в окрестностях г. Самары, значительно трансформированных антропогеном, животные этого вида, в сравнении с лисицей обыкновенной, предпочитают поросшие лесом овраги (вместо обычной активности по лесо-луговым экотонам). Кроме того, лесная куница ведет себя значительно осторожнее лисицы по отношению к антропогенному фактору. В-третьих, лесная куница в меньшей степени эврибионтна по питанию, особенно ярко это отличие выражено по отношению к кормам антропогенного происхождения (Jędrzejewski et al., 1993; Selva et al., 2005; Филипьечев, 2006 и др.). Используя терминологию Г. И. Шенборта (1986),

---

[50] На психологическом уровне, восприятие включает общую ориентировку в ситуации, избирательную фильтрацию информации, поиск способов выполнения, исполнение и коррекцию выполненных действий, причем «когнитивные предвосхищающие системы» не имеют модально-специфического характера, поскольку «это не зрительные, слуховые или тактильные способы отражения информации», а «обобщенные способы поиска, получения, переработки и обобщения любой чувственной информации» (Гусев, 2007, с. 88–89). При восприятии основную роль играют «ориентировочные схемы» – структуры, обеспечивающие активный и направленный поиск информации (Naissre, 1967). Избирательная фильтрация информации базируется на процессе «репрезентативной категоризации» – выделении, на основании предшествующего опыта, таких признаков стимульного воздействия, которые соотносят воспринимаемый объект с эталонами, хранящимися в памяти, в соответствии с «преднастройкой» восприятия – в зависимости от биологической потребности и ожиданий мотивированной особи (Bruner, Postman, 1949; Broadbent, 1958; Гусев, 2007). Если основа образа относится сразу к двум семантическим категориям, решение будет соответствовать той категории, готовность воспринять которую выше, то есть в отношении которой мотивация и ожидаемая ценность («полезность») результата восприятия действуют интенсивнее, а вероятность достижения цели – выше (Bruner, Postman, 1949; Умрюхин, 1978; Григорьян, Мержанова, 2008 и др.). Снижением ценности прогнозируемого результата объясняется и привыкание – исчезновение двигательной реакции (Bruner, Kennedy, 1970). Таким образом, восприятие – это действие, сопровождающееся предвидением, субъективный характер которого обусловливается силой биологической потребности, а избирательность – энергетикой и семантикой мотивации.

все эти факты позволяют судить о «вынужденной» избирательности ресурсов экологической ниши для куницы лесной, но «не вынужденной» – для лисицы.

Таблица 13

Классы ориентировочных объектов, специфичные для умвельтов лисицы обыкновенной и куницы лесной в окрестностях г. Самары

Лисица обыкновенная	Куница лесная
1. Ландшафтно-территориальные	
ЛЭП	Пойма ручья
Р. Волга и торосы	Паводковые наносы на кустах
Территория пионерского лагеря	Нет
2. Антропогенные	
ЛЭП	Паводковые наносы на кустах
Территория пионерского лагеря	Следы куницы на лыжне
Пищевые отбросы	Шалаш
Собаки и их следы	Нет
Трасса снегохода	Нет
Следы домашних коз	Нет
Прорубь у села	Нет
Штабель дров на вырубке	Нет
3. Потенциально пищевые	
Следы кабана	Следы и тропы землеройки
Пищевые отбросы	Наброды мелких птиц
Падаль	Следы горностая
Нет	Личинки насекомых
Нет	Наносы на кустах, места ночевок птиц
4. Потенциально конкурентные	
Следы и тропы норки	Следы горностая
Следы собак	Следы куницы на лыжне
Логова лисиц и их лежки	Заросли хмеля (места игр куниц)
Нет	Логова и лежки куниц

Можно сделать следующий общий вывод из материала, представленного в таблице (табл. 13). Лисица обыкновенная и куница лесная, при обитании в окрестностях г. Самары, обладают адаптивными зонами, идентичными во многих отношениях. Эта идентичность ресурсного и пространственного компонентов экологических ниш лисицы обыкновенной и куницы лесной несколько ниже – в дубраве, произрастающей в загородной рекреации, расположенной к северу от жилых и промышленных кварталов г. Самары, и выше – в пойменном Правобережье р. Волги, напротив г. Самары (в Рождественской пойме).

Различия экологических ниш, рассмотренные по объектам ориентировок, у лисицы и куницы имеют ряд существенных отличий, особенно в сфере антропогенных компонентов биогеоценозов. В количественном отношении, то есть по числу проявленных ориентировочных реакций, эти различия максимальны по антропогенным, дополнительным пищевым и конкурентным объектам. Действительно, при обитании в пригородах, для лисицы важнее антропогенные и ландшафтно-территориальные объекты ориентировок, а для куницы – пищевые и конкурентные.

Наблюдая за следовой дорожкой лесной куницы, можно задать вопрос: как часто забирается куница для ориентировки на возвышения? Было отмечено 13 типов возвышений, которые лисица и куница использовали для ориентировок. Видно (табл. 14), что для ориентировок куница забирается на возвышенности при движении по грунту реже, чем лисица. Поскольку расчеты были проведены не на идентичный метраж следовой дорожки, а на одинаковое количество элементарных двигательных реакций, генерированных животными обоих видов, можно утверждать следующее. Среди всех движений, совершаемых лисицей обыкновенной и куницей лесной в ходе адаптивной активности, реакции, направленные на ориентировку с возвышенности, у лисицы происходят почти в два раза чаще, чем у куницы. Это объясняется лучшей способностью куницы забираться на деревья в случае опасности, возможно – большей экстенсивностью активности лисицы за единицу времени, выраженной в метраже генерированной особью следовой дорожки. Есть и третье вероятное объяснение, затрагивающее зоопсихологические различия лисицы обыкновенной и куницы лесной: возможно, лисицы в большей мере, чем куницы, помнят о потенциальной опасности, которая может присуствовать в антропогенных биотопах, и адекватно реагируют на повышенный фактор беспокойства – проявляют большую осторожность в пригородной среде обитания.

Имеются типы возвышенностей, используемые животными обоих видов для ориентировочных реакций в равной мере. Это снежный бугорок, иногда представленный муравейником или муравьиной кочкой (объекты таких классов составляют 30% всех ориентировочных классов объектов в поведении лисицы и 54 % – в поведении куницы), отдельное упавшее дерево, завал валежника. Эти три класса объектов в сумме дают 67 % от всех классов объектов, служащих для ориентировок лисицы, и 71 % – куницы. Такого рода данные могут служить еще одним показателем сходства адаптивных зон лисицы и куницы. Остальные классы ориентировочных объектов характеризуют различия экологических ниш этих видов, особенно факт использования для ориентировок склонов оврагов и круч лисицей: у лисицы эти классы объектов составляют 30 % от всех классов объектов, служащих для ориентировок (рис. 13а, 13б).

Таблица 14

Ориентировки особей лисицы обыкновенной и куницы лесной, осуществляемые с возвышенностей различного типа (в расчете на 50 эквивалентных дистанций для каждого вида)

№	Тип возвышенности	Количество ориентировок	
		Лисица обыкновенная	Куница лесная
1	Снежный бугорок, надув	40	39
2	Склон оврага, круча	41	3
3	Валежина (упавшее дерево)	33	7
4	Завал валежа	5	5
5	Пенек, покрытый снегом	нет	5
6	Наклоненное дерево	3	нет
7	Отдельно стоящий куст	нет	4
8	Заросли кустов	нет	5
9	Сломанное дерево (большой пень)	3	2
10	Насыпь по краю карьера	3	нет
11	Шоссе, большая дорога на насыпи	2	1
12	Наносы паводковые на кустах	нет	1
13	Штабель дров	2	нет
Всего:		132	72

Доля ориентировок, осуществленных лисицей с возвышенностей, на 44 % больше, чем доля таковых у куницы. Общее количество ориентировок, без разбивки на «ориентировки с возвышенностей» и «обычные» ориентировки, в расчете на 50 эквивалентных дистанций, у лисицы составило 670 реакций, у куницы – 320 реакций. Таким образом, доля всех ориентировок, осуществленных лисицей, на 52 % больше, чем соответствующая доля ориентировок, осуществленных куницей. Вероятнее всего, это связанно с тем, что основные объекты ориентировок у лисицы – коммуникативные, ландшафтно-территориальные и антропогенные (наиболее адекватные для выживания в антропогенной среде), а у куницы – потенциально пищевые и потенциально конкурентные. Антропогенные объекты не привлекают куницу лесную, и реакция на них, совершенная куницей, чаще всего опосредована предыдущей реакцией лисицы. Следы лисицы – один из основных классов объектов ориентировок биогенного происхождения, имеющихся в умвельте лесной куницы (за исключением следов конспецификов и пищевых объектов).

У куницы ориентировки на возвышенности повторяются с ритмической периодичностью, через 3–7 обычных ориентировок, и обычно группируются по две подряд. Наблюдая в различных биотопах за поисково-пищевым и территориальным поведением пришлых особей куницы и особей – резидентов данной территории, было обнаружено, что это свойство не связано ни с

потенциальной или явной опасностью, ни с какими-либо специфическими свойствами местности или степенью знакомства особи с ней. По-видимому, у куниц ориентировочная мотивация имеет, в основном, инстинктивную, а не приобретенную основу.

Известно, что интенсивность информационного взаимодействия животных со средой обитания зависит не только и не столько от «концентрации» и материальных характеристик знаковых объектов, сколько от активности и функциональной сложности реципиентов знаковой информации, то есть от зоопсихологических характеристик животных, мотивированных адаптивным поиском. У лисицы количество ориентировок зависит от функции адаптивного поведения: оно минимально при пассивном избежании опасности и максимально при пищедобывательном поведении.

Различие в количестве ориентировок, приходящихся на эквивалентную дистанцию (у лисицы их 10 – 17, у куницы 4 – 7) связано с ярко выраженной синантропностью и полифазной активностью лисицы обыкновенной, в то время как куница лесная – осторожный, сугубо ночной зверь. В пересчете на 1 *км* следов, в среднем, пробежки между двумя ориентировками при кормежках у лисицы на 10 % длиннее, чем у куницы, а количество поисково-пищевых реакций в два раза меньше: у лисицы 20, а у куницы – 43. Процесс кормежки куницы более активен, чем у лисицы, что, возможно, связано с мелкими размерами куницы.

В качестве цели на будущее может быть поставлена задача измерения общности и специфической избирательности не только ориентировочных объктов, но также других составляющих ресурсов экологических ниш лисицы обыкновенной и куницы лесной. Особенно актуальной эта задача становится при отличающихся функциональных формах поведенческой активности животных: кормовом поиске, переходе к месту отдыха и др. Такой анализ теоретически возможен по показателям перекрывания классов использованных ресурсов и условий, то есть по измерению мощности пересечения множеств, подобных тем, которые представлены в таблицах (Песенко, 1982). Также, учитывая подражательное поведение, характерное для хищных млекопитающих, и некоторое сходство трофического компонента ниши для лисицы обыкновенной и куницы лесной, можно оценить степень коинформативного взаимодействия этих видов исследованием совместного или специфического использования ресурсов. Возможно, решение подобных задач позволит приблизиться к ответу на вопрос о конкретных причинах, вызвавших резкое снижение численности лесной куницы в среде обитания, трансформированной людьми, в то время как, к примеру, лисица обыкновенная и куница каменная (*Martes foina* Erxleben, 1777) толерантны к действию антропогенного фактора.

Изучая ориентировочное поведение особи, вида или внутрипопуляционной группировки (половой или возрастной), в поведении следует учитывать долю левоориентированных и правоориентированных реакций. Этот фактор приобретает особое значение при локомоции, не ориентированной привычными маршрутами. При этом учитываются реакции прямолинейного передвижения, повороты налево и направо, доля поворотов среди всех двигательных реакций особи. Отмечается, «забирает» ли постепенно при передвижении особь налево или направо, и как это связано с направлением ветра. Помимо решения об индивидуальной принадлежности следовой дорожки, информация такого рода позволит выявить половые, возрастные и индивидуально-типологические закономерности, которые, по-видимому, существуют в природе. (Последние связаны с индивидуальной типологией высшей нервной деятельности (Павлов И. П., 2000) – уровнем тревожности, эмоциональными особенностями реагирования на новую информацию и др.).

Было выявлено, что для всех изучаемых видов хищных млекопитающих характерно преобладание движения, преимущественно ориентированного налево, при этом степень асимметрии зависит от видовой принадлежности особи. Кроме того, уровень асимметрии отличается также у разных возрастных групп: максимальный наблюдается у молодых животных. У лесной куницы преобладание левой ориентации движения свойственно молодым особям обоего пола (Мозговой и др., 1998). (К такому же выводу автор данной монографии пришла при наблюдении за активностью молодых зайцев-беляков). По-видимому, по мере взросления самцов лесной куницы у них начинает преобладать правая ориентация движения, а по мере взросления самок – левая. У лисиц это свойство выражено сильнее, у горностая и ласки – слабее. (Статистически достоверные выводы сделать не просто. При изучении свойства асимметрии ориентации следует учитывать, что молодые особи составляют большую часть популяции, а передвижение животных обычно определено многолетними тропами. К тому же, с возрастом животные предпочитают реализовывать поведенческие стереотипы, – вероятно, из-за необходимости экономить энергию).

И для лисицы, и для куньих основой получения информации о среде, по-видимому, являются ольфакторные сигналы. Они же выступают и основной формой биосоциальной коммуникации. Куньи приурочивали пахучие метки, главным образом, к низким деталям микроландшафта (стебель травы, бугорок, куст, пенек, основание ствола дерева). Лисицы чаще метили отдельные хорошо заметные объекты, расположенные по границам открытой местности. И лисица, и куньи с одинаковой интенсивностью метили следы и метки особей своего вида и гетероспецификов. Лисицы чаще куньих используют при переходах и кормовом поиске направляющие линии (например, идут вдоль дорог, заборов, рядков сосновых посадок и др.). Их «когнитивные карты» (Tolman, 1932)

сложнее и мелкомасштабнее, что объясняет продолжительные прямолинейные перемещения лисицы обыкновенной, а также ориентацию участков обитания животных этого вида по орогидрографическим факторам в целом, а не только отдельным элементам рельефа и растительности, как это характерно для куньих. Еще одна особенность использования внешней информации лисицами, в сравнении с куньими, заключается в большей обусловленности ориентировок лисиц (и поведения в целом) зрительными и слуховыми сигналами. Это может быть объяснено двояко: 1) различиями в телесном габитусе (длине конечностей, которые у куньих короче; 2) большей эврибионтностью лисиц, сопровождающейся сложностью зрительного восприятия.

Сложность ориентировочного поведения обыкновенной лисицы является еще одним свидетельством сложности ее высшей нервной деятельности, в частности, способности животных этого вида к дифференцировке ситуаций по кормности и безопасности, что благоприятно для выживания. Самки куницы лесной чаще самцов подходят к пищевым объектам, ориентируясь по запаху, а самцы – визуально (Владимирова, Мозговой, 2010г). Возможно, это связано с большей ролью территориальных типов активности в поведении самцов, а кормопоисковой – в поведении самок. Половой диморфизм, являясь проявлением популяционного полиморфизма, способствует выживанию популяции при изменяющихся условиях среды обитания, что особенно актуально в среде обитания, трансформированной людьми.

3.3. Индивидуально-типологические особенности лесных куниц

Поведенческие особенности, имеющие отношение к «силе», «подвижности» и «уравновешенности» высшей нервной деятельности. Реакции куниц на неудачную охоту на птиц, продолжительность непрерывного кормового поиска, частота захода на деревья, длительность локомоции после выхода из убежища до начала кормопоисковой активности. Исчезновение из популяций особей, характеризующихся высокими показателями тревожности и психоэмоциональной «неуравновешенности» при возрастании антропогенной трансформации среды обитания

Адаптивные возможности большинства видов хищных млекопитающих снижаются под влиянием значительной антропогенной трансформации среды обитания. Данное явление традиционно объясняется действием не информационных, а вещественно-материальных факторов: уменьшением площади произрастания растительных эдификаторов, оскудением кормовой базы, конкурентными отношениями с синантропными видами, общей экологической дигрессией, ведущей к необратимым процессам упрощения экосистем. Лесная куница плохо выживает в среде, значительно видоизмененной человеком, так как для выведения потомства

нуждается в перестойных, дуплистых деревьях, а также традиционно является объектом браконьерства (Граков, 1981).

Влияние на адаптацию млекопитающих факторов, которые можно назвать «психофизиологическими», в природной среде практически не исследовалось. Высокие показатели «силы» и «подвижности» высшей нервной деятельности (ВНД) предполагают быструю смену функциональной формы активности в ответ на динамику внешних условий, а «уравновешенности» – способность особи к адаптивному реагированию независимо от негативного эмоционального состояния (Методики изучения…, 1964). Планомерная разработка этой проблемы на видах одного рода не проводилась, за исключением единичных наблюдений (Майнарди, 1980; Захаров, 2005). Род куниц в этом отношении перспективен: в отличие от каменной куницы (*Martes foina*), лесная куница ведет скрытый образ жизни и плохо приспособлена к обитанию в урбанизированной среде. Сравнение особенностей поведения лесных куниц в угодьях, отличающихся по уровню информационной неопределенности, или, иными словами, степени «беспокойства», вызванного деятельностью человека, представляет интерес для экологического мониторинга.

Исследование проводили в 1993 – 2010 гг. методом зимних троплений, на участках, отличающихся интенсивностью антропогенной трансформации биотопов (табл. 9 – 11). Работа проводилась совместно с Д. П. Мозговым (Владимирова, Мозговой, 2010а). Обработаны материалы троплений наследов лесной куницы общей протяженностью не менее 45 *км.* По особенностям следовой дорожки делали предположения о половой и возрастной принадлежности куниц. Реакции сеголеток и поведение в период гона в данной работе во внимание не принимались. Учитывали элементарные двигательные реакции, отмечали объекты внешней среды, восприятие которых предположительно инициировало двигательный «ответ» (Мозговой, Розенберг, 1992).

Результаты исследования приведены ниже (табл. 15). Реакции, встречаемость которых указывает на принадлежность куниц к тому или иному типу ВНД, на исследованных участках были проявлены животными с различной частотой. Успешное приспособление сопровождается навыками различения потенциально полезных, опасных и индифферентных предметов и событий, а также знаков, указывающих на их наличие в среде обитания. С точки зрения автора, согласующейся с современными представлениями о защитных механизмах нервной деятельности (Григорьян, Мержанова, 2008; Иноземцев, 2009), для куниц сильного, подвижного и уравновешенного типа ВНД характерны: 1) исследовательское поведение в новой среде, 2) повышенная ориентация на стрессирующие антропогенные объекты, сменяющаяся реакциями избегания, 3) быстрая перемена оборонительной мотивации на пищевую, 4) умеренная эмоциональная возбудимость, 5) упорядоченное передвижение без хаотичного бега и учащенных уринации и дефекации, 6) умеренное увеличение двигательной активности. Таким образом, в антропогенной среде значительно (в 1.2 – 2.5 раз) увеличиваются как общая подвижность, так и

специфическая реактивность куниц. Это значит, что при росте антропогенной трансформации среды (до определенного предела) у куниц формируется толерантность к антропогенным объектам и возрастает количество реакций избежания.

«Тревожные» особи, стабильно характеризующиеся поведенческими реакциями, свидетельствующими о низкой уравновешенности ВНД, в среде с высоким уровнем «антропогена» встречаются значительно реже, чем в угодьях, мало измененными людьми. Подобная тенденция была отмечена еще в 1960-х годах одним из авторов данного исследования (Д. П. Мозговым) для поведения лесных куниц Башкирского заповедника и его окрестностей. Можно предположить, что особенности пригородной среды обитания способствуют постепенной элиминации данного типа ВНД и соответствующего ему генотипа из популяции, так как повышенная двигательная активность при «эмоционально окрашенных» состояниях требует больших затрат энергии. Это предположение согласуется с информационной теорией эмоций П. В. Симонова (1981).

Таблица 15

Поведенческие реакции лесных куниц в угодьях с различной степенью антропогенного фактора (окрестности г. Самары, 1993–2014 гг.)

Поведенческая реакция	Среднее число реакций, на 3000 *м* следов	
	Средний и низкий уровни «антропогена»	Высокий, местами средний
1. Ход по своему следу в противоположном направлении, в том числе, после контакта с антропогенным объектом	61	75
2. Заходы на возвышения (пни, муравьиные кучи, валежины), возможно, для ориентировки	34	48
3. Заходы на деревья и локомоция по ним более 20 *м* после восприятия антропогенного объекта	14	8
4. Бег большими прыжками в одном направлении на 5 *м* и более без видимой причины	6	12
5. Оставление помета на возвышении	6	14
6. Маркировка мочей следов гетероспецификов-родентофагов (лисиц, горностаев, хорей, ласок)	4	15
7 Локомоция по следам обыкновенной лисицы (м)	12	92
8. Использование лыжней, троп людей, грунтовых дорог	2	7
9. Мочевая точка на грунт при встрече с антропогенным объектом	2	6
10. Уходы с жировочного челнока в сторону с возвращением	14	25

11. Локомоция по открытому пространству на расстояние более 100 м при переходах	0.5	2
12. Эмоциональная реакция (пробежка галопом) после неудачной охоты на воробьиных птиц	3	2
13. Кормопоисковая реакция на следах и «поедях» врановых птиц	4	5
14. Среднее число элементарных двигательных реакций	795	1081

Особи неуравновешенного типа ВНД не способны к длительному исследовательскому поведению в стрессирующей обстановке и дифференцировке информации, свидетельствующей об экстренных изменениях в среде. Возможно, особи слабого и неуравновешенного типов ВНД погибают в большем количестве в течение первого года жизни. Реакции лесной куницы на объекты антропогенного происхождения отличаются в возрастных и половых группах. В выборках сеголеток шире диапазон реагирования, с возрастом растет доля реакций осторожности и избежания (Владимирова, 2009). Самцы, как правило, проявляют большее, чем самки, количество исследовательских реакций на объекты антропогенного происхождения, совершая длительные переходы, и в большей мере испытывают негативное влияние антропогенной трансформации среды обитания. Средняя продолжительность передвижения самок лесных куниц по деревьям в 1.5 – 3 раза выше, чем самцов. Куницы старших возрастов терпимее относятся к объектам антропогенной природы. И самки, и самцы перестают пользоваться теми кормовыми участками, где появляются следы снегоходов. На отдельных особей не моложе трехлетнего возраста постоянные, но редко используемые тропинки и лыжни, не оказывают отрицательного действия: они обнюхивают и метят полиэтиленовые пакеты, конфетные обертки, кольца от лыжных палок. Взрослая самка использовала для дневного отдыха убежище, расположенное всего в 15 *м* от дороги, ведущей из с. Рождествено на ферму. Трансформированная людьми среда обитания характеризуется большей неопределенностью, что приводит к эмоциональной нестабильности, тревожности и повышенной активности у куниц неуравновешенного типа ВНД. При информационной неопределенности неизбежна высокая доля ошибок прогноза подкрепления (Григорьян, Мержанова, 2008), которая у особей уравновешенного типа ВНД сопровождается редукцией ориентировочно-исследовательского поведения на фактор новизны и стереотипизацией активности. Этим объясняется многократно описанное в литературе (как специфическое для вида лесная куница) отсутствие реакций на следы снегоходной техники, лесотехническую разработку и т. д. Считается, что небольшая антропогенная трансформация биотопов обитания благоприятна для многих видов диких зверей, а интенсивная – не благоприятна (Корытин Н. С., 2013 и др.). Возможно, дальнейшее повышение антропогенной нагрузки на биотопы Самарских

окрестностей приведет к снижению полиморфизма популяции лесных куниц, необходимого для выживания.

Внимание к поведенческим аспектами формирования экологической пластичности зверей позволит решить проблемы повышения выживаемости популяций под действием антропогенной трансформации среды. В биотопах Среднего Поволжья исследовали этологические аспекты адаптации представителей отряда CARNIVORA (Canidae et Mustelidae) к антропогенному фактору (Владимирова, 2012и). Наряду с хорошим состоянием кормовой базы, на территории, трансформированной деятельностью людей, выживание обеспечивается таким состоянием биотопов обитания, которое воспринимается животными как безопасное. В ответ на антропогенное изменение среды, в зависимости от принадлежности к биологическому виду и врожденному типу высшей нервной деятельности (ВНД), возможны следующие варианты поведенческих реакций. 1. Звери прекращают использовать кормовые и пространственные ресурсы территории, покидая такие участки. 2. Звери не уходят из среды, трансформированной людьми. 2а. Звери не реагируют на возможную опасность, исходящую от антропогенной среды обитания. В результате, в зависимости от характера антропогенного воздействия и видовой принадлежности, они выживают или гибнут. 2б. Обитая в измененной человеком среде, звери проявляют видовой стереотип поведения, характерный для естественных (заповедных, диких) местообитаний, но, при случайном контакте с антропогенным объектом, проявляют оборонительные реакции (убегают, уходят с грунта на деревья, затаиваются). 2в. Обитая в антропогенной среде, звери постоянно проявляют повышенное количество ориентировок и реакций осторожности (ходят по своим следам, запутывают следы), растрачивая на защитное поведение энергию и время, которые могли бы быть использованы на продуктивную адаптацию. 2г. В трансформированной человеком среде, звери дифференцируют участки, представляющие угрозу выживанию, и безопасные, избегая использовать первые и проявляя жизнедеятельность во вторых. Также, звери проявляют повышенное число исследовательских реакций и реакций подражательного поведения, используя для выживания информацию о поведении конспецификов и гетероспецификов, оставивших следы адаптивной жизнедеятельности (сигналы биологического поля).

В ряду *Mustela nivalis, Mustela erminea, Mustela sibirica, Mustela vison, Mustela putorius, Martes martes, Meles meles, Nyctereutes procynoides, Vulpes vulpes, Canis lupus* выявлена следующая закономерность. В поведении особей и популяционных группировок из этого ряда, в зависимости от видовой принадлежности, слева направо, наблюдается нарастание форм поведения, описанных выше, от типов 2а и 2б, к типам 2в и 2г. Явление объясняется усложнением зоопсихологических процессов, зависящих от массы головного

мозга, разнообразия условий обитания и обучаемости, как видоспецифических характеристик. В популяциях хищных млекопитающих видов *Martes martes* и *Vulpes vulpes,* обитающих в антропогенной среде, разнообразие типов высшей нервной деятельности снижается, в сторону преобладания доли не тревожных особей, преимущественно реагирующих по принципам 2в и 2г. Для видов *Mustela erminea, Mustela sibirica, Mustela vison, Mustela putorius, Meles meles, Nyctereutes procynoides* и *Canis lupus,* обитающих в трансформированной человеком среде, можно предположить внутипопуляционное обеднение фенотипического разнообразия, в сторону повышения доли спокойных особей (Владимирова, 2012и).

3.4. Функциональные формы активности животных модельных видов исследования

Целенаправленность и классификационные признаки функциональных форм поведенческой активности животных модельных видов. Динамика функциональных форм активности по мере насыщения доминантной мотивации

Особенности восприятия внешней информации и ответного поведения имеют регулярные признаки, позволяющие говорить о «формах поведения» (Заболотских, Корытин, 1979 и др.) или, в иной терминологии, о «функциональных формах активности» (Vladimirova 2011). Формы поведения, сохраняющиеся неизменными в течение некоторого времени, могут быть классифицированы (Хайнд, 1975; Гайдарь и др., 1983; Мак-Фарленд, 1988 и др.).

Первоначально классификация функциональных форм поведенческой активности принималась в качестве гипотезы[51]. Она была выдвинута автором монографии на основе собственных полевых наблюдений и сведений, почерпнутых из литературных источников (Крушинский, 1960; Баскин, 1976; Владимирова, 2002а, 2004, 2010л, 2012в, 2012л; Мозговой, 2005а; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014и др.). Дальнейшие количественные исследования показали, что классификация функциональных форм поведенческой активности модельных видов хищных млекопитающих, предложенная автором (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014), имеет объективные основания и может быть использована в практических целях[52].

---

[51] В биологии различные классификационные построения принято рассматривать в качестве гипотез, требующих доказательств (Павлинов, 1995; Дунаев, 1990 и др.).

[52] Классификация, используемая в экологии, считается «разумной», если отражаемая ею система отношений – «естественная» или «полезная» (Шитиков, 2006, 33).

Видовой стереотип поведения млекопитающих имеет тенденцию к цикличности, кратной суткам, с отдыхом в убежище или на лежке (Соколов, Кузнецов, 1978; Руковский, 1991 и др.). Суточная активность, понимаемая как единица поведения, – неоднородна по структуре и функциям. Она распадается на формы активности, которые, в конечном итоге, складываются из последовательностей поведенческих реакций (рис. 2) (Владимирова, 2012в, 2012г; Владимирова, Морозов, 2014). Эти реакции можно различить по следам[53] (Огнев, 1962; Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, 2010л, 2012г и др.).

Суточная активность млекопитающих может быть подразделена на «функциональные формы активности»[54]. Они характеризуются рядом признаков: локализацией в биотопах определенного типа, специфическими результатами жизнедеятельности и структурой, отражающей особенности развертывания доминантной и субдоминантной активности, характерной для данной функциональной формы активности (Владимирова, 2010к, 2012г; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014). Взаимодействия млекопитающих со средой обитания[55] зависят, главным образом, от того, какая функциональная форма активности реализуется в их поведении (Соболь…, 1973; Хайнд, 1975; Баскин, 1976; Песец…, 1985; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2002а, 2004; Мозговой, 2005а; Склюев, Владимирова, 2009; Склюев, Мозговой, 2009 и др.). Структурные отличия форм активности

---

[53] В своей книге «Жизнь леса» С. И. Огнев (1950) описывает мышкование лисицы следующим образом: «Словно в нитку, вытянулись лисьи следы, или «нарыски». Вот пушистая рыжая красавица, сверкая на солнце красным мехом, бродила по полю, выслеживая мышей. На много километров тянется лисий след. Лисица, охотясь за мышами, использует встречный ветер, помогающий ей под снежной коркой «зачуять» мелких грызунов. Вот лисица остановилась, ткнулась носом в снег, стала рыть передними лапами, поднимая белое искрящееся облачко, вот она подпрыгнула, причем взметнула пушистым хвостом, а зубами цепко схватила шелковистую меховую тушку грызуна. Во время мышкования лисица добывает много мышей. А. Н. Формозов на протяжении двух километров нашел однажды до тридцати разрытых гнезд полевок! Не многие грызуны спасаются от острых зубов хищника» (Огнев, 1950, с. 148). С. И. Огнев описывает поиск пищи лисицей, опираясь на следующие элементарные двигательные реакции (используя терминологию Д. П. Мозгового (2005а): «остановилась», «ткнулась носом в снег», «стала рыть», «подпрыгнула», «взметнула хвостом», «схватила зубами». Не все из этих действий лисицы оставляют различимые отпечатки на снегу в виде характерного рисунка следовой дорожки. В ходе поимки полевки, по следам на снегу обычно можно распознать следующие элементарные реакции лисицы обыкновенной (они характерны и для лесной куницы): 1) подход; 2) остановка и настораживание; 3) прыжок (или раскапывание снега); 4) поимка.

[54] В иной терминологии – на «биологические формы поведения» (Крушинский, 1960), «линии поведения» (Эшби, 1964), «формы деятельности» (Слоним, 1967), «типы активности» (Баскин, 1976), «виды активности» (Соколов, Кузнецов, 1978), «функциональные формы поведения» (Корытин, 1979; Гайдарь и др., 1983).

[55] Среда обитания понимается в широком смысле, включающем конспецификов и гетероспецификов.

касаются как вероятности восприятия объектов определенных классов (среди всех классов объектов, случайно встреченных особью в среде обитания), так и вероятности генерации поведенческих реакций определенных разновидностей, проявленных при восприятии внешних объектов определенных классов (Владимирова, 2013а; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014).

«Любая система классификации имеет объективную ценность лишь в том случае, если конкретное описание, которое она может обеспечить на основании имеющихся данных, позволяет осуществлять прогнозирование» (Бейли, с. 154). Классификация форм активности отвечает этому критерию, поскольку в этологической экологии прогнозы касаются вероятности проявления особями тех или иных поведенческих стереотипов, а популяциями и биоценозами – вероятности сохранения их средоформирующих и ресурсовоспроизводящих функций (Большаков, 1983; Рейхани, 2010 и др.).

Общий смысл поведения, которое особь проявляет, адаптируясь в естественной среде обитания, заключается в использовании объектов определенных классов, выбранных особью из объектов, попавших в поле восприятия. Это происходит в соответствии с целевой функцией, «задающей» активность в биоценозах и стациях определенного типа, а также генерацию ответных поведенческих реакций определенных разновидностей (Розенблют и др., 1983; Батуев, 1991; Данилова, 1998; Гринченко, 2006; Владимирова, Морозов, 2014 др.). Феномен влияния цели[56] на развертывание процесса поведения подтверждает следующие представления о живом организме как сложной системе: 1) среди причин поведения ведущее значение имеют эндогенные факторы, связанные с гомеостатическим равновесием; 2) особь как живая система характеризуется потенциальной управляемостью со стороны систем более высокого уровня – популяции и биогеоценоза в целом; 3) способность к поддержанию одной и той же цели зависит от видоспецифических характеристик потенциальной помехоустойчивости и самоуправляемости (которые на уровне организма млекопитающих обеспечиваются высшей нервной деятельностью) (Наумов, 1977в; Ляпунов,

[56] Наличие цели у адаптирующейся особи признается многими психофизиологами и этологами (Tolman, 1932; Розенблют и др., 1983; Анохин, 1996; Редько, 2007; Alcock, 2013 и др.). Целенаправленность поведения особи, обладающей биологическими потребностями, связывается с энергетическими и временны'ми ограничениями активности (Флейшман, 1992; Гринченко, 2010; Коваль, Редько, 2012; Владимирова, 2013б и др.). Целенаправленность же эволюционного процесса отрицается биологами-дарвинистами (Северцов А. С., 2005, с. 351, и др.). Автор этой книги считает себя дарвинистом (Владимирова, 2006б). Идея целенаправленности эволюции предполагается в работах Ж. Б. Ламарка (Ламарк, 1955), а в наше время – разделяется сторонниками эмерджентной эволюции (Morgan, 1927; Alexander, 1939; Тейяр де Шарден, 1987; Уайтхед, 1990), эволюционной оптимизации (Holland, 1992; Turney et al., 1996 и др.), а также ряда других телеологических концепций.

1980; Флейшман, 1982; Шилов, 1982; Харди, 1986; Фролов, 2009; Vladimirova, 2011; Владимирова, 2012и).

Н. П. Бехтерева с соавтором связывает с «матрицей целенаправленного поведения» «комплекс нервных элементов, избирательно возбужденных доминирующей мотивацией» (Behtereva, Gretchin, 1968). П. К. Анохин, рассматривая сложное приспособительное поведение особи к качестве функциональной системы, говорит о «степенях свободы отдельных нейронов» и «действующих синтаптических организаций», способствующих получению «фокусированного полезного результата». «Конкретным механизмом взаимодействия компонентов [функциональной системы – Э. В.] является освобождение их от избыточных степеней свободы, не нужных для получения данного конкретного результата, и, наоборот, сохранение всех тех степеней свободы, которые способствуют получению результата» (Анохин, 1978в, с. 72).

В настоящее время найдены физиологические и биохимические корреляты различных форм поведения, последовательно сменяющих одна другую в структуре суточной активности. Это медиаторы мотиваций – гормоны и метаболиты (Armstrong, 1991; Сахаров, 2012 и др.), определяющие характер сигналов в «эмоциональном мозге» (лимбической системе), «когнитивном мозге» (ассоциативной коре), мозжечке, моторной коре и таламусе (Mogenson et al., 1980), и, в конечном итоге, задающие целенаправленное поведение (Бертон, 1972; Kahneman, 1973; Симонов, 1981; Данилова, 1992; Chiel, Beer, 1997; Гринченко, 2006, 2010, 2014; Александров и др., 2007 и др.).

Функциональная форма поведенческой активности (или «форма активности») – это функциональная разновидность жизнедеятельности, занимающая определенный период в суточной активности особи и отражающая адаптивное значение данной поведенческой активности. По мнению Р. Хайнда (1975, с. 215), форма активности обуславливается наличием одной и той же совокупности «внутренних причинных факторов» поведения, сохраняющейся в течение данного периода. В структурном отношении форма активности представляет собой набор ситуативных единиц поведения, составленных из унитарных реакций (рис. 2, 6) (Владимирова, 2010л).

Знание формы активности вытрапливаемой особи необходимо при детальных троплениях. Полевые материалы, относящиеся к различным формам активности, ограниченно применимы для сравнительного анализа. «Нельзя проводить сравнительный анализ» информационных взаимодействий со средой «животных разных видов на материале, отражающем неодинаковую по биологической функции активность» (Мозговой, 2005а, с. 26). Именно текущая форма поведенческой активности определяет, главным образом, классы воспринятых особью объектов и ее ответные реакции особи.

Данному понятию синонимичны термины «биологическая форма поведения» (Крушинский, 1960, с. 12) и «тип активности» (Баскин, 1976).

Первая определяется как «многоактное поведение, построенное из отдельных унитарных реакций, связанное с обеспечением основных биологических потребностей организма» (Крушинский, 1960). «Тип активности» определяется как «наиболее общее подразделение» поведения (Баскин, 1976).

Функциональная форма активности выступает эквивалентом доминирующей мотивации, определяющей направленность поведения особи на результат (Хайнд, 1975, с. 215; Анохин, 1978в; Розенблют и др., 1983; Корогодин, Корогодина, 2000 и др.), соответствующей наиболее актуальной биологической потребности (Павлов, 1951; Данилова, 1992; Сахаров, 2012; Коваль, Редько, 2012; Сахаров, 2012 и др.).

Многократная реализация особью активности определенной формы в одних и тех же местообитаниях, входящих в состав индивидуальной территории, по-видимому, оптимизирует стратегии выживания: максимизирует минимально возможный успех добычи кормовых ресурсов и минимизирует максимально возможный риск, исходящий из среды обитания (Владимирова, 2013б, 2013в). «Доминирующая мотивация «вытягивает» весь предшествующий опыт животных до конечного результата включительно» (Судаков, 1978, с. 177).

По мере насыщения наиболее актуальной биологической потребности, что сопровождается изменением интенсивности мотивации и, в итоге, сменой доминантного мотивационного состояния, животные начинают преимущественно воспринимать иные классы объектов среды обитания и проявлять другие поведенческие реакции (Владимирова, Мозговой, 2006б).

При переходе от одной функциональной формы активности к другой, в поведении особи наблюдаются «флуктуации поведенческой реактивности», сопровождающиеся чередованием «специфических мотивационных состояний» (Меннинг, 1982, с. 130 – 132). Например, интенсивный поиск пищи сменяется реакциями пространственной ориентацией, мечением и т. д. При этом в поведении нарастает число реакций так называемой «субдоминантной активности» (Мак-Фарленд, 1988, с. 424), ассоциированных с классами объектов, маловероятными для данной функциональной формы активности. Окончательный переход к новой форме активности, как правило, сопровождается переменой животным биотопа или стации.

Например, лисица обыкновенная, в начале кормового поиска, преимущественно реагирует на такие объекты внешней среды, которые могут нести информацию о наличии мышевидных грызунов. Направляясь от места отдыха к угодьям, богатым мышевидными грызунами, лисица идет «челноком», двигаясь широкими шагами навстречу ветру. После нескольких удачных покопок, принесших добычу, лисица начинает разыскивать полевок и мышей со всей тщательностью, на которую способна. С началом жировки дистанции прямолинейных перебежек лисицы от одного объекта к другому становятся

значительно короче, а шаги учащаются. Особь внимательно обследует каждую деталь микрорельефа, обнюхивает основания кустиков, пеньков, деревьев, пучков травы. Встретив следы другой мышкующей особи или собственные следы, оставленные ранее, лисица идет по жировочному следу, проявляя подражательное поведение: делает покопки поблизости от мест прежних находок мышевидных грызунов. В поисках гнезд полевок лисица забирается в глубокий снег, кусты, бурьян, завалы мусора, из которых, возможно, доносятся звуки и запахи, издаваемые грызунами. Если мышевидные грызуны начинают попадаться реже, лисица возвращается на участки, где раньше добыча была более успешной.

При успешной добыче корма, когда пищедобывательная мотивация животного ослабевает, доминантная кормопоисковая активность чаще начинает перемежаться с субдоминантными активностями (Мак-Фарленд, 1988), например, такими, которые связаны с территориальным поведением. Характер аллюра лисьих следов – «нарысков» – изменяется. Особь в большей мере начинает интересоваться объектами и событиями, нейтральными в пищевом отношении. Отрезки передвижения от одного объекта территориальной ориентации до другого становятся длиннее. Лисица чаще поднимается на возвышения, в ее поведении увеличивается доля ориентировок и маркировочных реакций (Владимирова, Мозговой, 2007а). Особь, за которой ведется наблюдение, теперь не идет в бурелом, завалы валежника и густой кустарник, а выбирает более удобный путь. Интенсивные информационные отношения лисицы со средой обитания заменяются экстенсивными, обзор пространства расширяется. По следам становится видно, как изменяется характер аллюра: с локомоции шагом лисица переходит на рысь или галоп (Владимирова, Мозговой, 2010г).

При постановке задачи однозначного описания поведения особи по материалам зимних троплений встает проблема классификации функциональных форм поведенческой активности. Известно, что классификация феноменов представляет собой анализ признаков, произведенный с тем, чтобы отнести наблюдаемый феномен к классу классификационной схемы (Дунаев, 1990). Классификации по признакам предшествует построение классификационной схемы, в которой содержится гипотетической набор классов. Хорошие классификационные схемы получаются в том случае, если предметная область, имеющая отношение к феноменам, подлежащим классификации, хорошо изучена (Дунаев, 1990, Павлинов, и др.).

Функциональная форма активности хищных млекопитающих модельных видов данного исследования определяется комплексом признаков. Сюда относятся: а) направленность поведения, осуществляемого особью в ходе реализации данной формы активности, на получение результата,

соответствующего целевой функции; б) приуроченность следов к биотопам и стациям определенного типа (Владимирова, 2004; 2010г, 2012м, 2013д); в) наличие маркеров – упорядоченных пар ($x_q \rightarrow u_j$), состоящих из объектов определенных классов и унитарных реакций определенных разновидностей; в) положение данной формы активности в структуре всей суточной активности; г) специфическая конфигурация следовой дорожки, особенности унитарных и элементарных реакций, характерные для данной формы активности (Владимирова, Мозговой, 2010б; Владимирова, 2012к; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

Известно, что качественная классификационная схема предполагает наличие устойчивых отношений между феноменами, которые предполагается классифицировать (Дунаев, 1990 и др.). В этой связи классификационная схема функциональных форм поведенческой активности, предложенная автором монографии, имеет множественную атрибуцию: не только функциональную, но также временну'ю и пространственную. В составе суточной активности некоторые функциональные формы активности обычно предшествуют другим или осуществляются в биотопах и стациях определенных типов.

В данной работе формы поведенческой активности не классифицируются на основании «важности» той или иной разновидности поведения для выживания особи. Кроме того, не выделяются в особые формы активности «обонятельное поведение» (Корытин, 1979), «социальная активность» (Баскин, 1986), «коммуникативное поведение» (Темброк, 1977) и другие разновидности поведения, характеризующиеся каким-либо ключевым различительным признаком, отличным от направленности активности на достижение определенного приспособительного результата (цели).

Допускается вариативность структурных элементов поведения, входящих в суточную активность особи. При этом элемент поведения любого иерархического уровня определяется не только по внешним проявлениям его признаков, но также по структуре и функции элементов, входящих в его состав. Учет принадлежности поведенческой активности к той или иной функциональной форме позволяет «избежать перекрывания классов» при систематизации поведенческих актов (используя выражение Е. Н. Панова, 2005, с. 114), подобно тому, как знание контекста сообщения естественного языка человека дает возможность слушателю однозначно определить значение многозначного слова.

Таким образом, схема, принятая для классификации функциональных форм активности, учитывает, прежде всего, различия целей адаптирующейся особи на данном этапе суточной активности. Целью приспособительного поведения особи полагается накопление полезных результатов деятельности, необходимых для поддержания гомеостатического равновесия и выживания (включая размножение).

3.4.1. Классификация и общая характеристика функциональных форм активности куницы лесной

Теоретические основания классификации форм активности млекопитающих. Признаки различных функциональных форм активности куницы лесной, входящих в состав суточной активности

Паттерны поведения млекопитающих могут быть использованы в качестве естественных маркеров состояния популяций (Яблоков, 1987), а также могут свидетельствовать об интенсивности антропогенной трансформации биотопов обитания (Соколов В. Е., 2003; Мозговой, 2005а и др.). Для этого необходимо иметь, как минимум, формализованное описание стереотипов поведенческой активности (в качестве образца, используемого для сравнений). Этой цели посвящено исследование функциональных форм поведенческой активности лесной куницы (в региональном варианте видоспецифического паттерна поведения).

Из литературы известно, что суточная активность лесной куницы включает кормовой поиск, чередующийся с переходами от одного участка обитания мышевидных грызунов к другому (Соколов, Рожнов, 1979). Некоторые авторы подразделяют поведенческую активность зверей на два типа: трофический тип активности (кормопоисковый) и топический (территориальный и связанный с использованием убежища) (Владимирова, 2004 и др.). Зоологами также отмечены следующие разновидности поведения лесных куниц: перемещение к местам отдыха (Граков, 1981), нахождение в убежище (Воронин, 1979; Граков, 1981 и др.), миграция (Мозговой, Сигарев, 1979), обход индивидуальной территории (Мозговой, 1976), добыча корма в пределах убежища (представляющего собой завалы из ветровальных деревьев) (Волков, 1979). Кроме того, отмечается тергоровое, оборонительное, игровое, обонятельное, маркировочное, комфортное, запасательное поведение лесных куниц, а также другие его разновидности (Корытин, 1972, 1979б, 1986; Соболь…, 1973; Филипьечев, 2006 и др.). Классификации разновидностей поведения обычно базируются на качественных и продолжительных полевых исследованиях, но иногда составляются на основе произвольного набора признаков, положенного в основу классификационной схемы. Это объясняется какой-либо конкретной практической потребностью, вызвавшей необходимость в классификации.

Теоретические основания классификации форм поведенческой активности хищных млекопитающих (модельных видов), предложенной автором данной монографии, следующие. Во-первых, предполагается, что вид и биогеоценоз эволюционировали совместно (Шмальгаузен, 1968; Заварзин, 2006 и др.), поэтому характеристики биогеоценоза находят соответствие в адаптивных особенностях представителей вида (при обитании животных в пределах видового ареала) (Николаева и др., 1979; Ляпунов, 1980; Uexkull, 2001 и др.).

Имеются в виду особенности растительности, почв, рельефа, местообитания кормовых объектов и т. д. При этом конкретные формы активности животных оказываются приуроченными к определенным стациям, входящим в состав биогеоценозов (Дубянский, 1979; Владимирова, 2010б и др.). Во-вторых, полагается, что основным фактором, определяющим поведение животных, является актуальная биологическая потребность (Анохин, 1978в и др.). Разновидность и интенсивность биологической потребности формируют специфическую разновидность и уровень (интенсивность) мотивации особи (Владимирова, Мозговой, 2006а), определяя ее «целевое состояние» (Колмогоров, 1979, с. 14) или, иными словами, «функциональную форму активности» (Vladimirova, 2011).

Знание функциональных форм активности позволяет детализировать процессы, наблюдаемые при зимних троплениях, благодаря чему становятся возможными сравнительные исследования количественных характеристик взаимодействия животных со средой обитания.

Исследование этологических стереотипов лесной куницы, связанных с однотипной мотивацией, сохраняющейся в поведении в течение некоторого времени, проводилось в 1993 – 2012 гг. в биотопах Самарской, Саратовской и Пензенской областей[57]. Материал собирали методом зимних троплений с начала декабря по конец марта. В данном регионе куницы проявляли следовую активность преимущественно по границам мелко- и среднеконтурных широколиственных лесов, произрастающих на территории пойм и надпойменных террас рек Волга, Рождественская Воложка, Кобельма, Большой Иргиз, Кадада, а также по границам разновозрастных сосновых лесопосадок, произрастающих вблизи естественных участков леса (табл. 16).

На всех участках самки составляли больше половины выборки. Плотность субпопуляций была средней и ниже средней (0.3 – 0.8 особей на 1000 *га*), понижаясь в конце зимы. (На некоторых участках, лежащих вблизи жилья человека и населенных бродячими собаками, к февралю исчезали следы сеголеток).

---

[57] В ходе троплений о продолжительности времени какого-либо явления можно судить по протяженности следов вытрапливаемой особи, имеющих отношение к этому явлению.

Таблица 16

Характеристика участков обитания лесной куницы
и объем полевого материала

	Расположение и характеристика участков, полевые сезоны	Вытроплено следов, *км*	
		по классической методике	из них, с учетом объектов и реакций
I. Низкий и умеренный уровни антропогенной трансформации среды обитания			
1	Волжский р-н Самарской обл., пойменная дубрава, произрастающая в низменной левобережной пойме р. Волга, локализованной напротив г. Самара, 1993–1997 гг. Район лесной Самарской Луки. Дубрава порослевая, одноярусная с подлеском, включает вязы (ильм, берест, карагач), осокорь, ясень, ольху. Подрост местами отсутствует. В подлеске – бересклет, шиповник, ежевика. Участки осинников, тополе-ветлового леса, взрослые сосновые лесопосадки (Плаксина, 2001; Черных и др., 2010). Лесопокрытость составляет 70 %.	24	3
2	Кинельский р-н Самарской обл., лес в пойме р. Самары, 1993–2013 гг. Террасовая равнина долины р. Самары. Лесостепной район, подзона разнотравно-типчаково-ковыльных степей. Сосновые лесопосадки, черно-кленовые дубняки, липо-вязовые дубравы, местами – осинники, вербняки, осокорники, ольшаники (Матвеев, Терентьев, 1990). Сосняки злаковые, без подроста и подлеска. Подлески лиственных лесов представлены бересклетом, жостером, жимолостью. На остепненных опушках местами отмечены чилига, спирея, шиповник, черная смородина (Плаксина, 2001; Черных и др., 2010). Лесопокрытость – 90 %.	30	11
3	Красноярский р-н Самарской обл., лес в пойме р. Кобельмы, 5 *км* к западу от пос. Калиновка. 1993–2012 гг. Лесное Низменное Заволжье. Сосновые лесопосадки. Сосняки злаковые, местами – смешанный лес из дуба, сосны, клена, ивы, осинники. В подросте – боярышник, бересклет, терн, крушина. Вырубки различной давности, поросшие разреженным молодым сосняком. Овраги, поросшие терном (Плаксина, 2001; Черных и др., 2010). Лесопокрытость – 25 %.	22	12
4	Восток (Кузнецкий и Неверкинский р-ны) Пензенской обл. Лес и мелколесье в пойме р. Кадада. 2008–2011 гг. Западные склоны Приволжской возвышенности (Матвеев, Терентьев, 1990). Произрастают вязы, дуб, а также мягколиственные породы. Осинники, участки соснового леса, лиственно-хвойные лесопосадки. В понижениях – участки леса из ольхи	21	15

	черной и ивы. В подлеске дренированных участков леса – клен татарский, жимолость, бересклет, калина, рябина, черемуха, малина, ракитник (Солянов, 2001; Петухов и др., 2008). Лесопокрытость – 50 % (лес растет только по правому берегу).		
5	Север (Балаковский р-н) Саратовской обл., лес в пойме р. Б. Игриз, 1993–2013 гг. Степное Заволжье. Защитный лес, хозяйственная деятельность запрещена. Типы леса – пойменная дубрава влажная, осинник, а также пойма свежая, влажная, сырая и мокрая. Произрастают: дуб черешчатый, осина, тополь белый, тополь черный, ольха, ветла. Подлесок представлен жимолостью, бузиной, терном, бересклетом, боярышником, вишней (Лесной…, 2008). Лесопокрытость – 30 %.	24	11
II. Высокий и умеренный уровни антропогенной трансформации среды обитания			
6	Участок, описанный в № 1, с 1998 г. по 2013 г. Лесопокрытость – 60 %.	52	14
7	Волжский р-н Самарской обл., дубрава, произрастающая в северной загородной рекреации г. Самары, 1993–2013 гг. Пойменная часть Заволжья. Отмечено высокое влияние факторов урбоэкологии. Дубрава порослевая, также имеется участок дубравы из семенного дуба. Тип леса – дубняк кленово-кустарниковый, с примесью клена остролистного, вязов. Кустарниковый ярус представлен лещиной (по опушкам), бересклетом, жостером, кленом американским. Наличие в подлеске костяники свидетельствует о том, что сотни лет назад здесь произрастали сосновые боры. После сдачи леса в аренду в 2008 г. подрост и подлесок местами оказались вырублены (Плаксина, 2001; Черных и др., 2010). Лесопокрытость – 85 %.	20	20
Всего:		193	86

По материалам троплений около 200 *км* следов лесной куницы (из которых треть вытроплена с определением объектов и реакций) было сделано предположение о структуре поведенческой активности лесной куницы. Это предположение, вероятно, может быть экстраполировано на экологически близкие виды хищных млекопитающих.

В снежный период года поведенческая активность особи, рассмотренная за несколько суток, может быть подразделена на следующие функциональные формы: 1) кормопоисковая активность (формальное обозначение – g_1); 2) переход на другой кормовой участок (g_2); 3) локомоция (ход) в логово на дневку, а также дневка[58] в логове (g_3); 4) выход с дневки (g_4); 5) обход индивидуального участка (g_5); 6) переход самцов к местам обитания самок в

[58] Дневка – отдых, завершающий суточную активность.

период ложного гона (а также вариация данной формы активности – перемещение самок на прошлогодние участки активности самцов, с последующим возвращением на индивидуальную территорию, что встречается, в основном, при низкой численности субпопуляции) (g_6); 7) перемещение к другим местам обитания данной субпопуляции (g_7) (Владимирова, 2012г; Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014).

(Формы активности могут быть подразделены на три группы, получившие условное название «тип активности». Это кормопоисковый тип активности (включает кормопоисковую форму активности g_1), территориальный тип активности (включает формы активности g_2, g_5, g_6 и g_7), а также тип активности, связанный с использованием убежища (включает формы активности g_3 и g_4) (рис. 14).

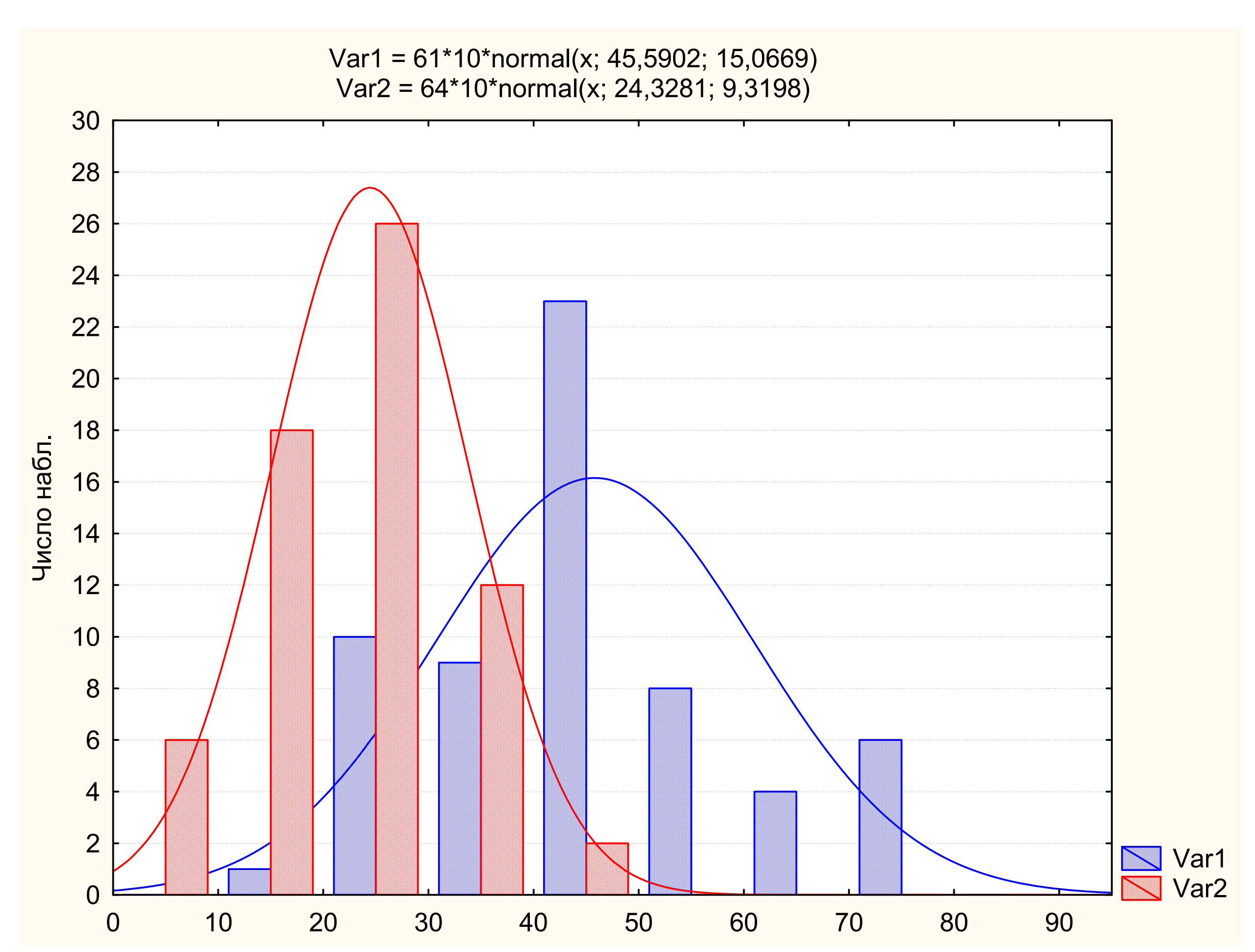


Рис. 14. Доля следов территориального типа активности лесной куницы (в %) среди всех следов жизнедеятельности зверей этого вида, отмеченных в биотопах обитания в день полевого выхода. Var. 1 – участки, трансформированные антропогенным влиянием в высокой и средней степени. Var. 2 – участки, трансформированные людьми в низкой и средней степени. Составлено на основании анализа полевого материала троплений лесной куницы, проведенного в 1993 – 2014 гг. в Самарской области.

Первые пять функциональных форм активности всегда встречаются в поведении лесной куницы, рассмотренном за период в несколько суток (Владимирова, Мозговой, 2010б). Переход к местам обитания особей противоположного пола характерен для весеннего оживления активности (Владимирова, 2009д, 2011а). Переход к другим местам обитания, в пределах территории, занимаемой субпопуляцией, отмечается в отдельные годы. В составе суточной активности доля кормопоисковой функциональной формы снижается при обитании лесных куниц в среде, трансформированной действием антропогенного фактора (рис. 14). Это происходит за счет удлинения переходов между кормовыми участками, проходящими по безопасным для куниц местам, а также за счет удаления дневных убежищ от кормовых участков.

Для каждой функциональной формы активности характерна специфическая приспособительная цель[59], которую особь достигает (или пытается достичь) при ее осуществлении. Для всех форм активности лесных куниц выявлено предпочтение деревьев, кустов и зарослей в качестве воспринятых классов объектов, и преобладание в поведении локомоторных, ориентировочных и кормопоисковых реакций (Владимирова, 2009в). Тем не менее, наборы классов объектов и разновидности проявленных реакций имеют характерные признаки, специфичные для данной формы активности.

Кормопоисковая активность лесной куницы (жировка) состоит из плотной последовательности кормопоисковых реакций, перемежающихся с непродолжительными переходами от одного участка обитания мышевидных к другому. Во время жировки куницы идут преимущественно с подветренной стороны кустов и склонов, передвигаясь «челноком».

Для лесных куниц, кормящихся мышевидными грызунами, основными ориентирами по ходу жировки являются непосредственные пищевые объекты (звук и запах мышевидных, доносящиеся из-под снега), а также объекты, так или иначе свидетельствующие о присутствии мышевидных. С высокими показателями ценности отдельных объектов куницы реагируют на деревья и кустарники, сухие стебли травы, заросли бурьяна, торчащие из-под снега, пни, колодины, копны и стога сена, скирды соломы. Восприятие иных объектов по

---

[59] У животных цель поведения не связана с волевыми функциями психики (Розенблютт и др., 1983). Она определяется биохимическими процессами в центральной нервной системе (Сахаров, 2012 и др.). Достижение (или не достижение) влияет по принципу обратной связи на дальнейший ход приспособительного поведения, изменяя или пролонгируя доминантную форму активности. Целевая функция формы активности обычно когерентна свойствам местообитаний (или биогеоценозов), в которых осуществляется разновидность данной формы активности: имеются предпочитаемые видом кормовые объекты или расположены подходящие укрытия, элементы растительности и рельефа, благоприятствующие достижению цели приспосабливающейся особи.

ходу жировки варьирует, сопровождаясь в начале и конце кормового поиска бо́льшим количеством двигательных реакций.

В Самарской области, при хороших кормовых и погодных условиях, средняя продолжительность жировочного следа лесной куницы, после выхода из логова, составляет (с учетом стандартной ошибки, пределов и стандартного отклонения) 602,9 ± 56,5,0 *м* (*lim* 121,0 – 1419,0 *м*; *std. dev.* 339,0; *N* 36)[60]. Этот показатель увеличивается до 1300 *м* и более в период ложного гона (Владимирова, 2011а). (Для расчетов здесь и далее использовалась программа *STATISTICA* – 6).

В ходе суточной активности перемена любой из функциональных форм активности на жировку ($g_a \rightarrow g_1$) происходит неоднократно, хотя жировочные следы при этом могут быть недолгими (от 50 до 300 *м*). Легкая перемена иной доминантной формы активности на кормопоисковую в большей мере характерна для самок, а также для особей обоих полов, «спокойных» в эмоциональном отношении (Владимирова, 2009а). Почти всегда, когда для этого имеется внешний знак, любая форма активности лесной куницы переводится, хотя бы ненадолго (до 50 *м* дистанции следов), именно в кормопоисковую активность. Такими знаками, к примеру, выступают следы кормопоискового поведения других особей своего вида или гетероспецификов-родентофагов. При любых формах активности куницы реагируют кормопоисковыми реакциями на писк или/и запах мышевидных грызунов, даже в тех случаях, когда это происходит по ходу на лежку или вне кормового участка, к примеру, при переходах. Высокий приоритет информации, указывающей на возможную добычу корма, объясняется голодом. По наблюдению автора, в зимы, средние по плотности популяций кормовых объектов, каждые 4-е сутки куницы переходят к другому участку или идут на лежку, не поймав ни одного мышевидного грызуна.

Для куниц, как хищных млекопитающих, в ходе поиска пищи особенно важны обонятельные реакции. Как следствие, самки лесной куницы воспринимают новую информацию, если не избегают ее, преимущественно как потенциально пищевую, подходя к таким объектам против ветра, а самцы – как пищевую и ориентировочную, приближаясь к новым объектам вне зависимости от преимуществ ольфакторного восприятия (Владимирова, 2009а, 2009в).

Переход на другую кормовую территорию. Переход от одного кормового участка к другому легко распознать по продолжительной локомоции куниц на открытых пространствах, лежащих между участками лесной растительности, с

---

[60] Здесь и дальше по тексту, *N* – число учтенных при троплениях случаев, характеризующих какую-либо особенность экологии или поведения животных модельных видов исследования. Эти особенности отмечались не только при трудоемких детальных троплениях, сопровождавшихся классификацией и подсчетом воспринятых объектов и проявленных «ответных» реакций, но также и при обычных троплениях, выполненных в традиционной технике (Формозов, 1959 и др.)

использованием защитных свойств местности. В Самарской области продолжительность перехода лесных куниц на другую кормовую территорию составила 1219,1 ± 129,2 *м* (*N* 36; *lim* 241,0 – 3060,0 *м*; *std. dev.* 764,1 *м*). При переходах куницы идут напрямую, повороты и изгибы пути, если таковые имеются, соответствуют защитным условиям местности (фото 31). При встречах со свежими следами деятельности людей и собак самки почти всегда заходят на деревья. Следы других кормящихся особей или объекты, обычно вызывающие исследовательский интерес куниц в пищевом отношении, при переходах обычно ответной реакции не вызывают, но, после нескольких встреч со следами жировочного поведения лесных куниц, возможна перемена любой формы активности на кормопоисковую.

Для лесной куницы в оптимальных условиях обитания отмечена особенность передвижения, при которой правая пара лапок по ходу двухчеткой несколько вынесена вперед (Ивантер, 2001 и др.). В среде обитания, трансформированной действием антропогенного фактора, у некоторых особей наблюдалась преимущественная «леволапость» при прямолинейном движении, или частая перемена лап. Другие особи, ориентируясь вправо, всегда выносили вперед правую пару лапок, а «забирая» налево – шли левой парой лапок вперед. Известно, что «порог адаптации популяции под воздействием неблагоприятных внешних факторов, выражается в резком возрастании изменчивости особей за счет «включения» скрытого резерва генетической изменчивости популяции, ведущего к появлению несбалансированных фенотипов, резко уклоняющихся от среднего, «оптимального» в нормальных условиях фенотипа (Безель и др., 1993).

Кормопоисковая активность и переход к другому кормовому участку обычно приурочены к определенным типам биотопов и стаций (фото 3, 6, 8, 9, 22, 23, 24) (Владимирова, 2010в).

Ход в логово на дневку, отдых в логове. На дневную лежку куницы обоих полов идут обычно по грунту, устраиваясь на отдых вблизи групп деревьев или на окраинах леса. Заходя на лежку, обычно расположенную неподалеку от места кормового поиска, куница «делает петлю», перемещается в убежище в толще снега. Наблюдали использование куницами для лежек преимущественно дуплистых осокорей и дубов, а также подснежных колодин, захламленных зарослей кустарника, беличьих гайн (фото 25 – 28).

Выход с дневки. В ходе троплений данная форма активности отмечается вблизи места отдыха особи лесной куницы, обнаруженного по следам. При выходе с лежки лесные куницы (особенно свойственно самкам) сначала идут в кронах, несколько раз спускаясь с деревьев на грунт, затем переходят к кормовому поиску. К примеру, в Самарских окрестностях, на 400 *м* следовой дорожки, генерированной особью, покидающей место дневного отдыха, в среднем приходится 1,5 спуска куницы с деревьев на грунт, с последующим

возвращением к верховому ходу (*N* 15, *Med.* 1, *Min* 0, *Max* 3, *St. D.* 0.8, *Disp.* 0.7).

Покидая убежище, куницы, по-видимому, чувствуют потерю безопасности. Это видно по тому, что от места дневки к кормовому участку они, как правило, идут по деревьям, перемещаясь при этом на расстояние до 500 *м*. Периодические спуски куниц вниз, с деревьев, можно различить по следу прыжка, а путь «верхом» – по снегу, опавшему с веток, экскрементам, древесному мусору. После 1 – 4 «пробных» спусков куницы обычно переходят к кормопоисковой активности на грунте.

Обход участка. Эта форма поведенческой активности по своей локализации похожа на кормовой поиск, но характеризуется более продолжительными векторами локомоции между объектами ориентировки, а также бо'льшим числом маркировочных реакций. Обход участка чаще осуществляется самцами, но может встречаться и в активности самок. Особенно часто эта форма встречается после снегопада. Обход участка представляет собой локомоцию по кормовому участку, включая его периферийные части. В состав данной функциональной формы активности чаще обычного входят реакции «оставления запаха», характерные для куньих: маркирование секретами специфических кожных желез, пометом и мочей (фото 17 – 19).

Переход к местам обитания особей противоположного пола в период ложного гона. В третьей декаде зимы (в теплые зимы – начиная с середины января) самцы лесной куницы перемещаются к участкам обитания самок и проявляют повышенную активность на границе индивидуальных участков. При отсуствии самцов, в случаях низкой численности популяции, самки в этот же период года совершают переходы к прошлогодним местам обитания самцов, с последующим возвращением на свои участки. Данная форма активности характеризуется продолжительными векторами прямолинейного перемещения, ориенированного отдельно произрастающими деревьями и элементами рельефа (фото 28).

Перемещение к другим местам обитания данной субпопуляции. Переходы к другим местам обитания, в пределах территории, занимаемой субпопуляцией, в поведении взрослых особей обычно наблюдаются при неблагоприятных условиях (во времена засух, пожаров, бескормицы), а также характерны для молодняка, особенно в фазе роста численности популяции (Мозговой, Сигарев, 1979; Владимирова, Мозговой, 2010б).

В случае опасности лесные куницы обычно уходят на деревья. Средняя продолжительность передвижения по деревьям, в *м* на 3 *км* суточного хода, составила 811,3 ± 99,6 *м* (*N* 34; *lim* 94,0 – 2410,0 *м; std. dev.* 104,5 *м*). У самок этот показатель обычно бывает в 1,5 – 3 раза выше, чем у самцов. При бегстве от опасности по открытой местности куницы обычно некоторое время идут

трехчеткой и четырехчеткой. Следы других особей своего вида, уходящих от опасности, иногда вызывают подражательные реакции куниц, что особенно характерно для самок.

О соотношении основных функциональных форм активности лесной куницы в составе всей активности, представленной в биотопах в виде следов, дает представление рисунок (рис. 15).

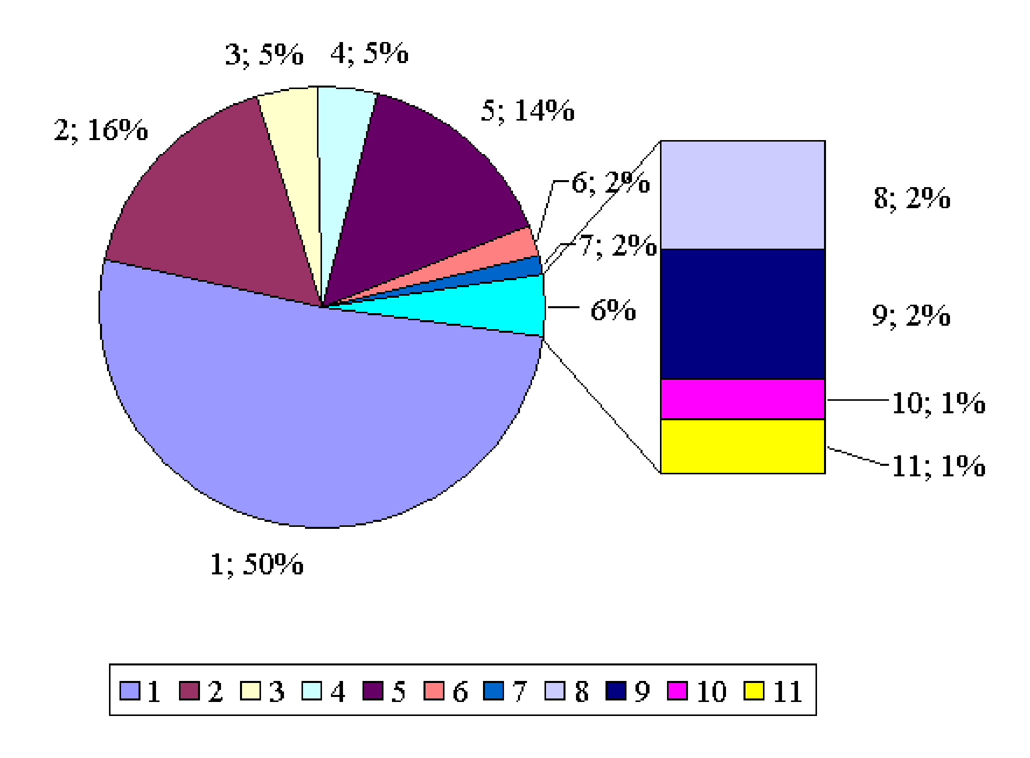


Рис. 15. Соотношение основных функциональных форм активности лесных куниц, в составе их следов, локализованных в биотопах обитания, в %. Цифрами обозначено: 1 – кормопоисковая активность (жировка); 2 – переход к другому кормовому участку; 3 – ход в логово; 4 – выход из логова; 5 – обход участка; 6 – перемещение к участкам обитания особей противоположного пола во время ложного гона; 7 – перемещение к другим местообитаниям в пределах территории, занимаемой субпопуляцией; 8 – перемена обхода участка на жировку; 9 – перемена жировки на обход участка; 10 – перемена перехода к другому кормовому участку на жировку; 11 – перемена перехода к другому кормовому участку на ход в логово. Пойменные биотопы Самарской области, 1993 – 2014 гг.

Рисунок (рис. 15) составлен по материалам детальных троплений 73.2 *км* следов куниц обоих полов, обитавших в пойменных биотопах Самарской области в 1993 – 2014 годах (Vladimirova, 2011). Определялась принадлежность четырехсотметровых дистанций следов к той или иной форме активности (без учета длительных перемещений куниц по деревьям при переходах, которые, по протяженности, могли составлять 2–3 такие дистанции). Всего на принадлежность к форме активности было проанализировано 183 дистанции

следов (73.2 *км*), оставленных, как минимум, двадцатью разными особями лесной куницы (некоторые особи за время наблюдения переходили из возрастной группы ювенильных в группу взрослых и стареющих). Некоторые четырехсотметровые дистанции следов были классифицированы как переходы поведенческой активности от одной формы к другой (рис. 15).

Наблюдая за следами лесных куниц, автор пришла к выводу, что не стоит выделять «уход от опасности» в особую функциональную форму активности, поскольку появление этой разновидности поведения зависит, прежде всего, от состояния среды обитания (Мозговой и др., 1998; Владимирова, Мозговой, 2010а и др.). В мало благоприятной среде уход от опасности может иметь место при всех формах активности (Владимирова, 2013з). Для лесных куниц уход от опасности является вынужденной разновидностью поведения и не имеет специального функционального места в структуре суточной активности, – связанного с необходимостью получения вещества, энергии и информации, либо с потребностью в отдыхе, размножении и сохранении целостности популяции.

3.4.2. Количественные характеристики функциональных форм активности

Классы отреагированных объектов, а также разновидности унитарных и элементарных реакций, проявленных при реализации различных форм активности

При определении разновидности функциональной формы активности следует основываться на анализе классов объектов и проявленных ответных реакций, с учетом типа биотопа и порядка следования данной функциональной формы в составе суточной активности. Особенности реагирования куниц на объекты тех или иных классов определяются той актуальной биологической потребностью (такой, как потребность в безопасности, голод, поиск убежища, маркировка участка, взаимодействие с половым партнером во время гона и др.), которая определяет цель адаптивной активности особи на данный период времени (Розенблют и др., 1983).

Разновидности унитарных поведенческих реакций, характерные для различных функциональных форм активности, представлены в таблице (табл. 17). Она составлена на основании того же полевого материала, что и рисунок 15.

Целесообразная избирательность внешней информации была выявлена на основе анализа 87 четырехсотметровых дистанций следов кормопоисковой активности лесных куниц, 25 дистанций следов переходов к другим кормовым участкам и 24 дистанций следов обхода участка (табл. 17).

Таблица 17

Основные функциональные формы активности лесной куницы
и соответствующие им разновидности унитарных реакций

Функциональные формы активности	Унитарные реакции, в сумме составляющие более 75 % унитарных реакций, проявленных особью при осуществлении данной функциональной формы активности
1. Кормопоисковая активность (жировка)	Локомоция по грунту (двухчеткой или шагом) по направлению к дереву, оборонительная реакция с верхней ориентировкой (ориентировка в крону дерева), локомоция к зарослям кустов, отдельно произрастающему кусту, валежине, поисково-пищевая реакция, перемещение по своему следу, исследовательская реакция, ориентировочная реакция, заход на комель дерева или валежину, покопка, поедание добытого грызуна, отдых на четырех лапах возле дерева
2. Переход на другой кормовой участок	Локомоция по грунту (галопом или двухчеткой), ориентировочная реакция
3. Ход в логово на дневку, а также отдых в логове	Локомоция по грунту (двухчеткой или шагом), ориентировочная реакция, заход на комель дерева, валежину, ход по своему следу, начатая, но незавершенная попытка передвижения, заход под снег, заход в дупло дерева (дупло валежины, завалы растительного мусора среди кустарника, нору в грунте)
4. Выход с дневки	Локомоция по грунту двухчеткой, галопом, ход в кронах деревьев, смена зоны активности, оборонительная реакция с верхней ориентировкой, экскреция помета и мочи, заход на комель дерева, поисково-пищевая, ориентировочно-оборонительная реакция
5. Обход индивидуального участка	Локомоция по грунту двухчеткой, ориентировочная реакция, ход по своему следу, маркировка экскрементами, оборонительная реакция с верхней ориентировкой, поисково-пищевая, исследовательская реакции
6. Переход самцов к местам обитания самок в период ложного гона	Локомоция по грунту двухчеткой, ориентировочная реакция, мечение, ход по следам куниц (по следам особи противоположного пола)
7. Перемещение к другим местам обитания данной субпопуляции	Локомоция по грунту двухчеткой или галопом, локомоция в кронах деревьев, ориентировочная реакция

Для ухода от опасности свойственны, главным образом, следующие унитарные реакции: локомоция по грунту галопом, перемена зоны активности с грунта на деревья, перемещение в кронах, заход в дупло валежины или в укрытие из веток и растительного мусора среди кустарника.

Значительную долю реакций при кормовом поиске, переходе к другому кормовому участку и обходе участка составляют реакции куниц на деревья, кусты, заросли, захламленные растительным мусором, а при переходах – помимо этого, на окраины биотопов и элементы рельефа (65 – 70 % всех реакций) (табл. 17). При всех формах активности, на следы приходится менее 35 % реакций, проявленных куницами. Можно видеть, что внимание особи лесной куницы к следам других куниц нарастает в ряду «кормопоисковая активность, переход, обход участка», а внимание к следам мышевидных характеризуется противоположной картиной (табл. 10). Также было выявлено, что свои собственные следы максимально ориентируют куниц при кормовой активности, а при иных формах активности большую роль в качестве ориентировочных объектов играют удаленные элементы растительности и ландшафта. Деревья сохраняют высокую значимость при всех формах активности, чем, по-видимому, и объясняется исчезновение лесных куниц при сведении древесной растительности.

Следы кормового поиска лесных куниц обычно составляют больше половины всех следов, оставленных животными этого вида. Исследователю, распознавшему такие формы активности, как переход к другому кормовому участку, выход с лежки или ход на отдых, обход индивидуального участка, ход по следам конспецифика в период ложного гона, переход к другому участку обитания особей данной субпопуляции, рекомендуется доказать, что наблюдается иная, а не кормопоисковая форма активности (Vladimirova, 2011; Владимирова, 2013з). Для этого следует принимать во внимание комплекс признаков функциональных форм активности, важнейшим из которых выступает направленность особи на достижение определенного результата.

В поведении лесных куниц есть такие пары воспринятых объектов и проявленных реакций, которые указывают на то, что наблюдатель имеет дело с определенной формой активности. Признаком той или иной формы активности служат скорее специфические для данной формы активности пары «объект → реакция», а не частоты тех или иных классов объектов и разновидностей реакций, воспринятых на данном отрезке следовой дорожки, как таковые. Так, восприятие объекта «куст» вызывает ответные реакции при кормопоисковой активности, переходах и перемещении на лежку. Такие реакции как кормовая, ориентировочная, защитная, локомоторная, локомоция по следам особей своего вида, перемещение по своим следам, ход по следам гетероспецификов-родентофагов, – типичны для многих функциональных форм активности. Но такие сочетания как «куст → локомоция», генерированные несколько раз вдоль одного и того же куста без последующей реакции поиска корма, или сочетания «куст → заход под наст в толщу снега», «куст → маркировка», типичны не для кормопоисковой активности, а для перехода к другому кормовому участку, хода на лежку и обхода участка (Владимирова, 2013з).

Кроме кормовых объектов и следов добычи корма, повышенными приоритетами восприятия обладают сигналы опасности, реагируя на которые, при всех функциональных формах активности, куницы генерируют защитные реакции. Обычно это заход на дерево с последующим возвращением на грунт, ход в кронах или перемещение по грунту большими прыжками. Особой формой воспринятых классов объектов выступают сохранившиеся следы защитного поведения других особей, которым куницы обычно подражают, преодолевая опасность, – идут по их следам (Корытин, 1986).

Лесные куницы активно реагируют при жировках и переходах на следы жизнедеятельности, оставленные конспецификами или гетероспецификами (фото 5, 11, 19). В первом случае куницы некоторое время проходят по следам других куниц, осуществляя подражательное поведение, которое бывает наиболее продолжительным в случае совпадения мотивационного состояния особей. Самки обычно подражают поведению самцов, наблюдаемому ими по следам, самцы – более «независимы» в осуществлении своей мотивации.

Лесная куница является в Самарской области ситуативным комменсалом лисицы обыкновенной, реагируя на ее следы с большим количеством ответных двигательных реакций подражательного характера, и продуцируя реакции избежания, вплоть до ухода на деревья, при нескольких встречах подряд со следами лисицы. Средняя продолжительность хода лесной куницы по следам лисиц, в годы умеренной численности лисиц, составила, на 3 *км* хода куниц, 75,5 ± 10,0 *м* (*N* 24; *lim* 20,0 – 167,0 *м; std. dev.* 48,1 *м*).

Если пугающие куниц объекты, например, следы лисиц, оставленные в годы их повышенной численности, присутствуют на данном участке обитания куниц не первый день, и куницы относительно привыкли к ним, они могут либо не реагировать на следы лисиц, либо проявить стандартную последовательность поведенческих реакций. Такая стереотипная последовательность, по-видимому, снижает эмоциональное напряжение куниц, воспринявших следы лисиц (Владимирова, 2013з). В ситуации, тревожащей куниц, стандартная последовательность их реакций обычно состоит из следующих элементов: а) начатой, но не завершенной попытки перемещения куницы в направлении следа лисицы, б) ориентировочной реакции на близлежащее дерево, в) перемещения большими прыжками к комлю дерева, г) ориентировочной реакции на крону, с одновременным прижиманием туловища к грунту, д) захода на комель и переориентации, е) спуска на грунт, ж) перемещения в направлении ближайшего растительного объекта, – отдельного куста, зарослей, валежины или дерева.

Выявлены различия в частотах реагирования куниц на следы конспецификов и гетероспецификов при разных формах активности. Они могут быть объяснены с точки зрения адаптивности реализуемого поведения, в частности, через управляющую функцию подобных сигналов (Наумов, 1970, 1977а, 1977б; Мозговой, 2005 и др.). Значительных различий (в разы) в частотах

восприятия следов лисиц, своих следов, следов куниц, деревьев, кустов и зарослей при разных функциональных формах активности не наблюдается (табл. 10). Существенные различия в выборе класса воспринятого объекта (следы зайцев-беляков, горностаев, копытных) скорее объясняются более высокой встречаемостью следов в тех микростациях, по которым куницы обходят участки, чем избирательностью, как характеристикой особи. Но такие различия наблюдаются при генерации ответных реакций на воспринятые объекты.

Сам характер «ответного» реагирования куниц на следы конспецификов и гетероспецификов зависит от текущей функциональной формы активности (табл. 18). Вероятности проявления данной реакции на данный класс объектов, приведенные в долях единицы, рассчитаны на основании анализа 87 четырехсотмеровых дистанций следов кормопоисковой активности. Исследовано 5 266 объектов, избирательное восприятие которых сопровождалось генерацией унитарных реакций. Основные 20 классов объектов, наиболее привлекательные для куниц при кормопоисковой активности, были представлены 5 162 объектами. Каталог разновидностей унитарных и элементарных реакций лесных куниц опубликован (табл. 4) (Владимирова, 2012б, Владимирова, Морозов, 2014).

По-видимому, реакции куниц на следы жизнедеятельности особей своего вида и гетероспецификов определяются тремя основными факторами: 1) формой активности, реализуемой в момент контакта со следами других животных (табл. 18); 2) текущей психологической установкой, разновидности которой могут коррелировать с функциональными формами активности (Владимирова, 2013в); 3) плотностью и сохранностью следов в местах обитания куниц (Михеев, 2009; Владимирова, 2013з).

Таблица 18

«Ответные» реакции лесной куницы при восприятии следов

Класс объектов реагирования	Разновидности реакций *		
	Кормовой поиск	Переход	Обход участка
Следы лисицы	Подход к объекту (локомоция), 0.4; исследовательская реакция, 0.2; кормопоисковая, 0.1	Перемещение по следам лисиц, локомоция, уход на деревья	Локомоция, исследовательская, маркировка экскрементами
Свежая лыжня, свежий след человека	Пассивно-оборонительная, 0.3; локомоция, 0.2; ориентировочная, 0.1	Перемена аллюра, пассивно-оборонит., незавершенная попытка передвиж.	Пассивно-оборонительная, оборонит. р-ция с верхней ориентировкой, уход на деревья
Свой след	Ход по следу, 0.7; перемена аллюра, 0.1; локомоция 0.1	Ход по своему следу, локомоция, ориентировка	Ход по своему следу, локомоция, исследовательская

Следы куниц	Локомоция, 0.5; кормо-поисковая, 0.1; перемещение по следам 0.1	Перемещение по следам куниц, локомоция, исследоват.	Локомоция, исследовательская, маркировка экскрементами
Следы и запах мышевидных грызунов	Кормопоисковая, 0.7; перемещение по следам, 0.1; локомоция 0.1	Локомоция, кормопоисковая, перемещ. по следам	Кормопоисковая, перемещение по следам, локомоция
Старая лыжня, постоянные тропы, дороги	Локомоция, 0.3; ориентировочная, 0.2; пассивно-оборонит., 0.1	Перемена аллюра, локомоция, отсутствие реакции	Локомоция, ориентировочная, перемена аллюра
Наброды сорок	Кормопоисковая, 0.7; локомоция, 0.2; исследовательская 0.1	Кормопоисковая, локомоция, исследов.	Кормопоисковая, локомоция, исследов.
Следы зайцев-беляков	Исследовательская, 0.4; кормопоисковая, 0.2; локомоция, 0.1	Отсутствие реакции, локомоция, ход по следам	Исследовательская, кормопоисковая, локомоция
Наброды мелких воробьиных птиц	Кормопоисковая, 0.4; охотничья реакция на птиц, 0.3; локомоц., 0.1	Отсутствие реакции, кормопоисковая, охотничья	Кормопоисковая, охотничья реакция на птиц, локомоция
Следы горностая	Локомоция (единично)	Отсутствие р-ции, локомоция, ход по следам	Локомоция, исслед., ход по следам
Следы копытных	Локомоция (единично)	Отсутствие р-ции, ход по след., локомоция	Ход по следам, исследоват. (единично)
Следы автотракторной техники и снегоходов	Пассивно-оборонительная, 0.7; без реакции, 0.2; незавер-шенная попытка перед-вижения, 0.1	Перемена аллюра, незавершенная попытка передвиж., отсутствие реакции	Пассивно-оборонительная, незавершенная попытка передвижения (единично)

* в основном, в табл. 18 приведено по три разновидности поведенческих реакций, наиболее типичных для данной функциональной формы активности. Для кормопоисковой активности приведены вероятности данной реакции на указанный класс объектов (в долях единицы, с точностью до 0.1)

Насыщенность поведения лесных куниц элементарными двигательными реакциями (рис. 16), как и число воспринятых объектов и их классов (рис. 17 – 18), зависит от разновидности функциональной формы активности. (Куницы обитали в пойменных биотопах Самарской области в 1993 – 2014 гг. Показатели рассчитаны на четырехсотметровые дистанции следов лесной куницы (N = 146 дистанций).

Число элементарных двигательных реакций, проявленных лесной куницей при генерации четырехсотметровой дистанции следов, максимально при

кормопоисковой форме активности и минимально при переходе на другой кормовой участок (рис. 11).

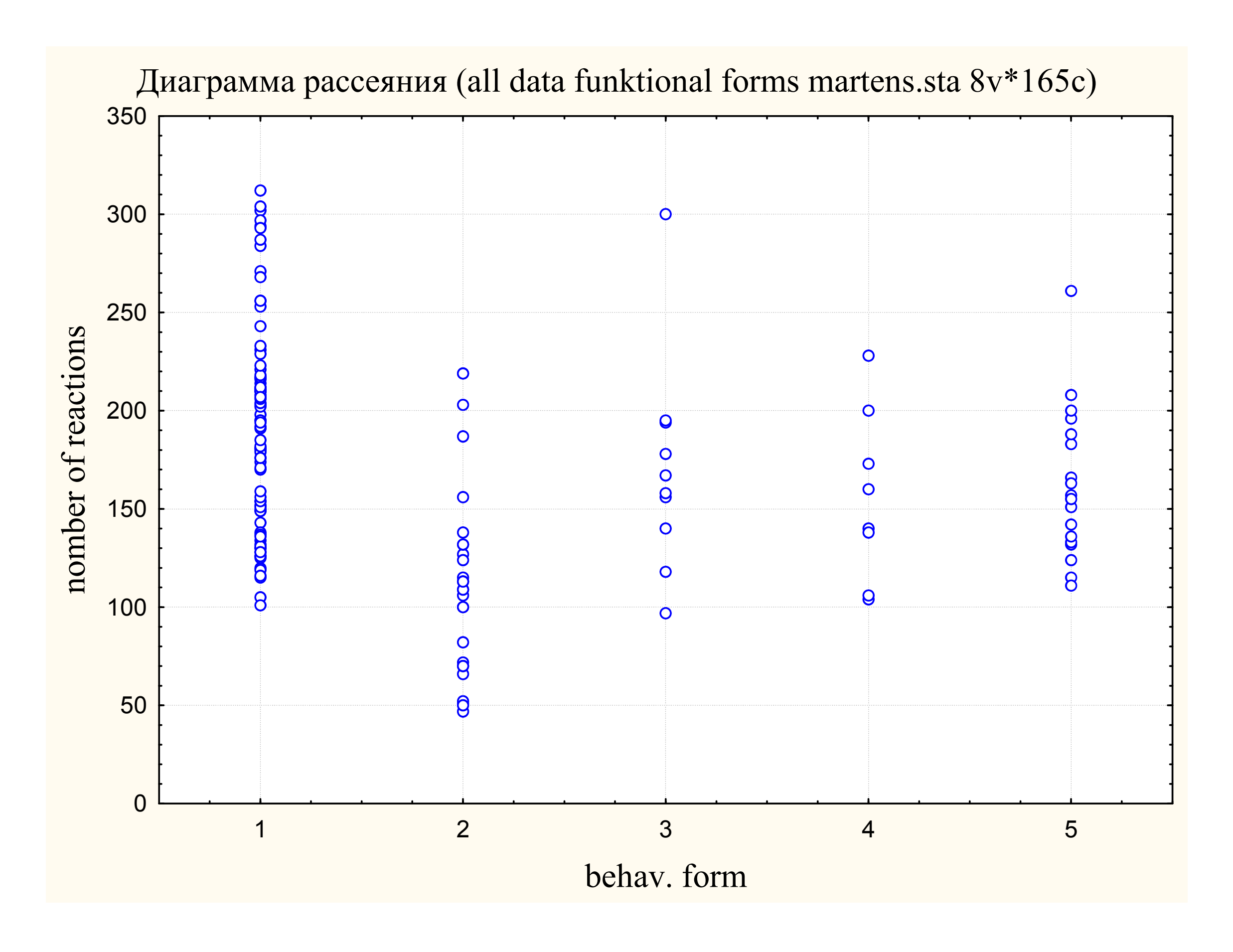


Рис. 16. Число элементарных двигательных реакций, проявленных лесной куницей при различных функциональных формах активности, в расчете на четырехсотметровые дистанции следов. По оси абсцисс – форма активности, по оси ординат – число элементарных двигательных реакций. 1 – кормопоисковая активность, 2 – переход на другую кормовую территорию, 3 – ход в логово на дневку; 4 – выход с дневки; 5 – обход участка.

Среднее значение показателя «число элементарных двигательных реакций, рассчитанное на 400 м следов» оказались выше при кормопоисковой активности (193 реакции), по сравнению с переходом на другую кормовую территорию (113 реакций). Различия между группами оказались достоверными; сравнение проводилось по методу Колмогорова-Смирнова (табл. 19) (Vladimirova, 2011).

Таблица 19

Статистические характеристики показателя «число элементарных реакций, проявленных лесной куницей на 400 *м* следовой дорожки»

Пока-затели	Тест Колмогорова-Смирнова по определению достоверности различий числа ЭДР для двух функциональных форм поведенческой активности Различия значимы при p < 0.05000								
	Max Neg Differnce	Max Pos Differnce	p-level	Mean Group 1* (Feeding)	Mean Group 2** (Changing)	Std.Dev. Group 1	Std.Dev. Group 2	Valid N Group 1	Valid N Group 2
Nomber of reactions	0.0000	0.62	p < .001	192.6	112.5	53.3	47.2	76	32

* group 1 – feeding, или кормопоисковая активность
** group 2 – changing, или переход на другой кормовой участок

Расчеты показали, что среднее число классов объектов, отреагированных лесными куницами на 400 *м* следов, в среднем составляет 20.3 класса (*N* 87, *Mediana* 20, *St. Div.* 4.1, *Min* 11*, Max* 33, *Disp.* 17.4). Исследование числа классов объектов проводили на основании данных, полученных в январе, феврале и марте, причем частота встречаемости следов самцов и самок, использованных для расчетов, соответствовала их соотношению по половой принадлежности, имевшему место в природе. (Некоторые классы объектов (ветка, палка, пень, заросли бурьянных трав) постепенно исчезают из умвельта лесной куницы по мере нарастания снежного покрова. Такие объекты, как следы врановых птиц, появляются в большом количестве в конце зимы). Среднее значение классов объектов, отреагированных лесными куницами на 400 *м* следов, выявленное в данном исследовании, согласуется с ранее опубликованными сведениями (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой, 2005а). По-видимому, число классов объектов, воспринятых особью на эквивалентную дистанцию следов, является видоспецифическим свойством (рис. 5), хотя при бегстве особи от опасности значительно снижается.

Непродолжительная активность, заполняющая перерывы в активности одной из основых (доминантных) функциональных форм, в этологии получила название субдоминантной активности (Мак-Фарленд, 1988, с. 424). Обычно, через некоторый промежуток времени, субдоминантная активность сменяется ведущей (доминантной) формой поведенческой активности. Одна доминантная форма активности может периодически чередоваться с несколькими различными субдоминантными.

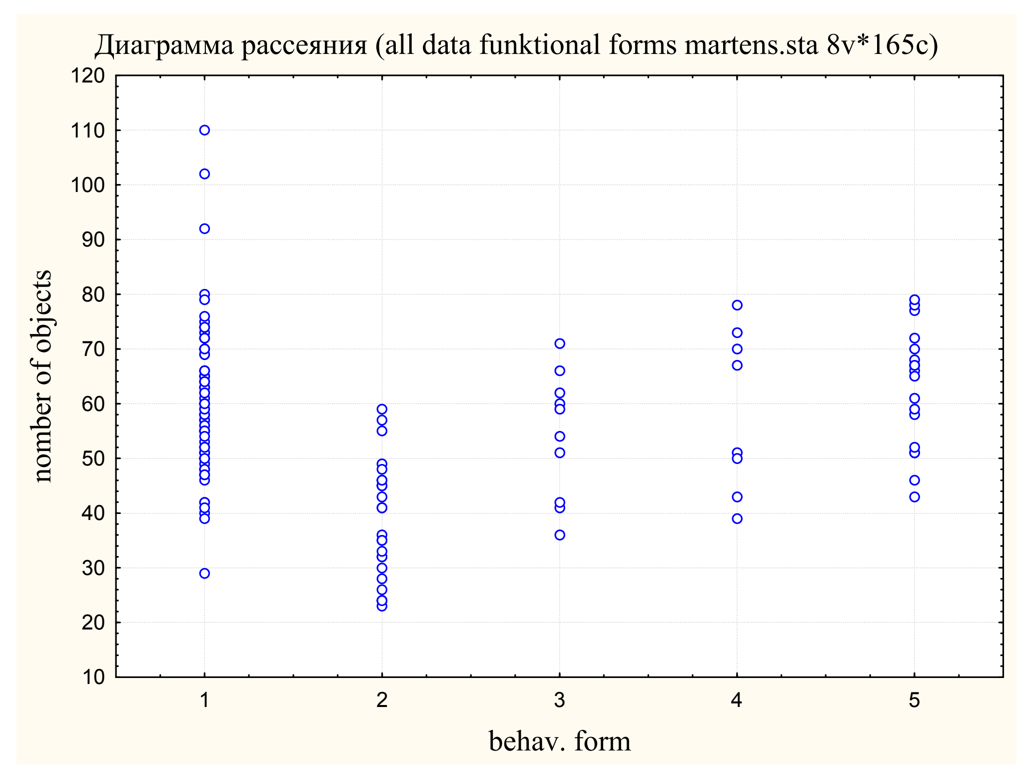


Рис. 17. Число объектов, воспринятых лесной куницей при различных функциональных формах активности, в расчете на 400-метровые дистанции следов. По оси ординат – число воспринятых объектов, остальные обозначения – как на рисунке 16.

На основании анализа материала, представленного в табл. 16, был выявлен ряд статистических показателей поведения лесной куницы, ассоциированных с реализацией животными той или иной функциональной формы активности (Владимирова, 2012к).

Обработаны материалы троплений следов протяженностью около 200 *км,* собранные с середины января по конец марта. Половой, возрастной и индивидуально-типологический состав выборок соответствовал природной пропорции. Относительная численность куниц, определенная по встречаемости следов и использованию индивидуальных участков, в 1993 – 1998 гг. была низкой. С 1998 по 2012 гг. она постепенно нарастала, достигнув на всех территориях к концу периода увеличения в 1.5 – 2 раза (исключая снижение численности всех видов родентофагов зимой 2010 – 2011 гг., после летней засухи).

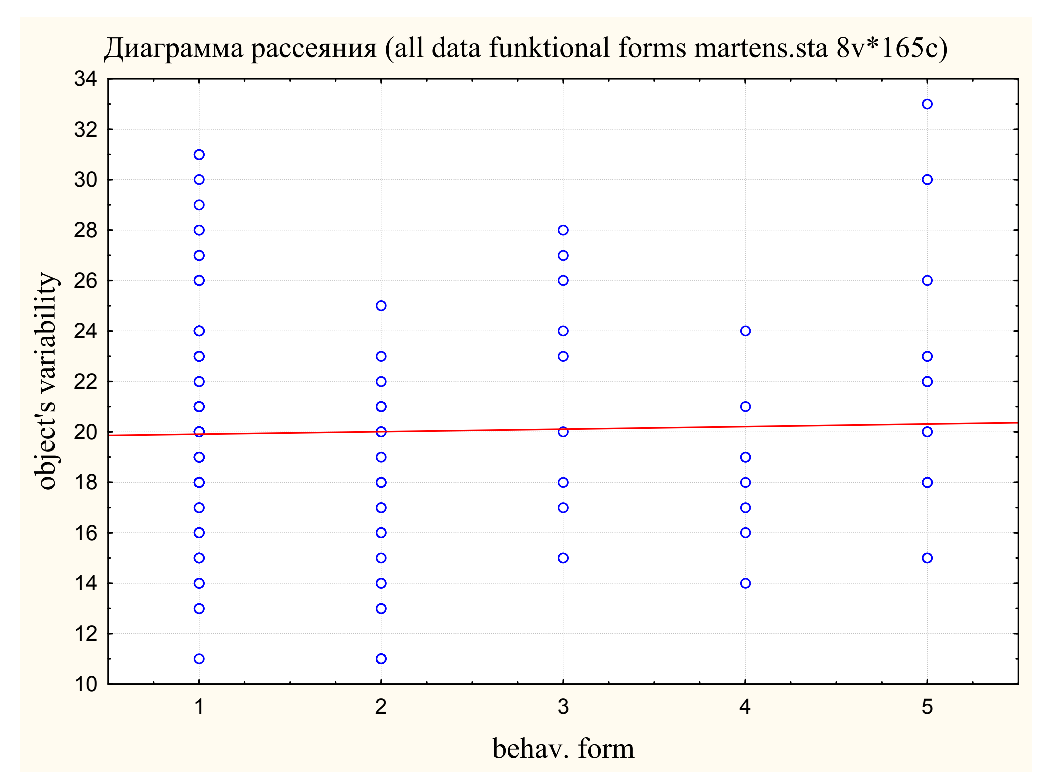


Рис. 18. Число классов объектов, воспринятых лесной куницей при различных функциональных формах активности, в расчете на 400-метровые дистанции следов. По оси ординат – число воспринятых классов объектов, остальные обозначения – как в рисунке 16.

В абсолютных показателях были определены следующие средние значения показателей поведения куниц (здесь *N* – число троплений). Суточный ход особи, при использовании одного кормового участка – 3.27 *км* (*N* 63, *lim* 0.9 – 4.8, *st.dv.* 0.84). То же, но с переходом к другому кормовому участку – 4.73 *км* (*N* 48, *lim* 3.1 – 8.9, *st.dv.* 1.31). Продолжительность вектора прямолинейного перемещения, ориентированного удаленным объектом, при переходе к другому кормовому участку по открытой местности – 15.4 *м* (*N* 53, *lim* 5.1 – 30.0, *st.dv.* 7.49). Продолжительность следов от выхода с лежки до начала кормового поиска – 474.3 *м* (*N* 53, *lim* 3.1 – 30.0, *st.dv.* 6.36). Продолжительность перехода к другому кормовому участку – 1296.19 *м* (*N* 53, *lim* 241.0 – 3060.0, *st.dv.* 786.97). Локомоция по деревьям при переходе к другому кормовому участку 187,2 *м* (*N* 52, *lim* 50.0 – 400.0, *st.dv.* 112.50).

В пересчете на 1 *км* следов (с учетом сдвоек и петель) были определены следующие показатели. Число поисково-пищевых реакций, выполненных куницами в местах жировок – 34.2 (*N* 50, *lim* 12 – 99, *st.dv.* 24.53). Число покопок в ходе добычи мышевидных при жировках – 1.8 (*N* 50, *lim* 0.6 – 3.5, *st.dv.* 0.95). Число ориентировочных реакций в ходе жировки – 21.7 (*N* 50, *lim* 3.0 – 61.0, *st.dv.* 13.21) (Владимирова, 2012к).

Таким образом, функциональные формы активности лесной куницы характеризуются специфическими различительными особенностями, выявление

которых, по материалам зимних троплений, позволяет их классифицировать в соотвествии с заранее разработанной классификационной схемой. Знание функциональных форм активности млекопитающих необходимо для формализации полевых материалов детальных троплений однозначным непротиворечивым образом. Это позволяет, в свою очередь, проводить сравнительные исследования, поставленные с целью решения различных экологических задач.

3.5. Формальное описание поведения лесной куницы по материалам зимних троплний

Формализм, позволяющий описать поведение животных, базируется на модели информационного взаимодействия особи и среды обитания. Поведение особи моделируется в форме двухблочного агрегата. Первый блок, соответствующий системе восприятия, представляет собой вероятностный оператор. Среди объектов, случайно встреченных при перемещении, оператор, во время рецептивного состояния, выбирает объект определенного класса. После выбора объект сохраняет актуальность в качестве входного символа второго блока агрегата (эффектора) в течение одного или нескольких тактов его работы. Эффектору в предложенной модели соответствует конечный структурный вероятностный автомат, порождающий выходные реакции в ответ на поступивший входной символ. По мере взаимодействия с выбранным объектом, структурный автомат, состоящий из элементарных автоматов, продуцирует цепочку выходных реакций. После того, как актуальность предыдущего входа структурного автомата исчерпана, агрегат переходит к следующему такту работы, причем вероятностный оператор вновь приходит в рецептивное состояние и генерирует новый выход. Входным переменным автомата соответствуют объекты определенных классов, избирательно воспринятые особью, выходным – последовательности элементарных двигательных реакций.

По материалам троплений следов кормопоисковой активности куниц описаны входной и выходной алфавиты агрегата, а также матрица сопряжений входных сигналов и внутренних состояний первого элементарного автомата, входящего в состав второго блока. Приведены вероятностные характеристики переходов внутренних состояний элементарных автоматов второго блока, определенные для одного из классов объектов внешней среды при кормопоисковой форме активности. Формализм позволяет переводить полевые материалы троплений в унифицированную форму, отмечать ключевые обстоятельства

поведенческой активности зверей и проводить детальный анализ данного природного феномена.

Методом зимних троплений исследовали особенности поведения и экологии лесной куницы, связанные с использованием животными средовой информации. Материал собирали в 1993 – 2011 гг. в Самарской, Пензенской и Саратовской областях. Животные обитали в пойменных биотопах с низким, средним и высоким уровнем антропогенной трансформации природной среды. Численность куниц в годы исследования составляла 0.3 – 1.5 особей на 1000 *га*. При сборе материала следовые дорожки были разделены на четырехсотметровые отрезки (дистанции), служащие единицами анализа процессов, отражающих особенности информационных взаимодействий особи и среды (Мозговой, Розенберг, 1992). В целом проанализировано около 150 *км* следов жизнедеятельности куниц, проявляющих все формы активности, характерные для снежного времени года.

Воспринятые лесными куницами классы объектов среды обитания, а также проявляемые при этом двигательные реакции, были представлены по-разному (в качественном и количественном отношении) при различных функциональных формах активности (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014).

Статистические расчеты, на основании которых определялись частоты реагирования куниц на объекты разных классов, были выполнены по материалам троплений следов, проложенных куницами в окрестностях г. Самары с января по март. Следы оставили не менее 30 особей.

Кормопоисковой активности (g_1) соответствовало 34 800 м следов, что составило 87 четырехсотмеровых дистанций. Было исследовано 5 266 объектов, избирательное восприятие которых сопровождалось генерацией такого же числа цепочек унитарных реакций. Основные 20 классов объектов, наиболее привлекательные для куниц при кормопоисковой активности, были представлены 5 162 объектами. Этот же полевой материал использовался для оценки вероятностей проявления различных унитарных реакций, инициированных первым восприятием объектов определенных классов (матрица $P_1(g_1)$), а также для описания вероятностей чередования унитарных реакций, последовательно проявленных куницами при кормопоисковой активности, «в ответ» на восприятие 589 объектов класса «заросли кустарников, захламленные ветками» (матрицы вида$P_2(g_1)$).

Переходу к другому кормовому участку (g_2) соответствовало 10 000 м следов (25 четырехсотмеровых дистанций); при этом были исследованы частоты избирательного восприятия 887 объектов разных классов, инициировавших «ответные» поведенческие реакции. Расчеты проводились с использованием компьютерных программ *Exel* и *STATISTICA-6*.

В ходе троплений следов куниц было выявлено множество классов объектов, элементы которого инициировали реакции куниц. Подмножество, элементы которого инициировали ≈ 98 % реакций каждого отдельного тропления куниц при условии g_1 (кормопоисковая активность), получило название «список 1» (в порядке снижения вероятности реакций куниц на объект данного класса): 1) дерево (24.6 % всех реакций); 2) отдельно произрастающий куст (15.2 %); 3) заросли кустарников, захламленные ветками (11.7 %); 4) валежина (8.9 %); 5) следы лисиц (6.1 %); 6) пенек (4.8 %); 7) свежая лыжня (4.0 %); 8) свой след этого тропления (3.7 %); 9) следы куниц (2.9 %); 10) следы мышевидных и их запах из-под снега (2.8 %); 11) поляна, граничащая с лесопокрытой жировочной стацией (место потенциального перехода к другому кормовому участку) (2.7 %); 12) снежный бугорок (2.3 %); 13) старая лыжня (2.1 %); 14) ветка, палка (1.8 %); 15) пучок тонкоствольных деревьев (1.6 %); 16) наброды сорок (1.4 %); 17) элементы повышенного рельефа (1.4 %); 18) следы зайцев-беляков (0.8 %); 19) стебли бурьяна (0.6 %); 20) наброды мелких воробьиных (0.6 %).

По материалам троплений могут быть составлены аналогичные списки для остальных форм активности. К примеру, в пойменных биотопах р. Волги, при переходах куниц с одного кормового участка на другой (форма активности g_2), множество классов объектов составили («список 2»): 1) отдельно стоящее дерево (22.8 %); 2) отдельно произрастающий куст (11.9 %); 3) заросли кустарника (8.9 %); 4) «без объекта» (6.9 %); 5) лес (6.5 %); 6) следы лисиц (5.5 %); 7) пучок тонкоствольных деревьев (4.4 %); 8) пенек (4.2 %); 9) валежина (3.9 %); 10) следы куниц (3,8 %); 11) поляна (3.4 %); 12) ветка, палка (2.8 %); 13) свой след этого тропления (2.7 %); 14) элементы повышенного рельефа (2.1 %); 15) свежая лыжня (2.1 %); 16) стебли бурьяна (2.0 %); 17) старая лыжня (2.0 %); 18) следы мышевидных и их запах из-под снега (1.6 %); 19) наброды сорок (1.6 %); 20) наброды мелких воробьиных птиц (0.9 %).

Используя язык формальных выражений (Иванов-Муромский, Парамонов, 1973 и др.), сенсорные и эффекторые элементы, описывающие поведение адаптирующейся особи по материалам зимних троплений, а также правила, управляющие процессом взаимодействия особи и среды, могут быть выражены в виде модельных обобщений (Владимирова, Морозов, 2014 и др.).

Проявляя активность в естественной среде обитания, лесная куница взаимодействует с объектом среды определенного класса x_q, отобранным вероятностным оператором $\boldsymbol{A}_1$ среди множества X классов объектов, попавших в сферу восприятия особи. Особенности работы вероятностного оператора, а именно, предпочтение объектов определенных классов среди объектов, случайно встреченных особью и попавших в поле ее восприятия в определенный момент времени, зависят от функциональной формы активности,

реализуемой особью[61]. Элементы множества X по своей физической природе являются объектами внешней среды E, но функционально составляют в ней особую группу, так как проявляют не объективные характеристики, а специфические, «преломленные» психикой животных данного вида, в зависимости от свойств априорных и апостериорных гештальтов (Koffka, 1935).

В ответ на восприятие объекта особь формирует некоторую унитарную реакцию u^1, – по вероятностным правилам, заданным стохастической матрицей $P_1(g_1)$ (рис. 19). Особь, адаптирующаяся в среде обитания, типичной для вида, обычно воспринимает один объект несколько раз подряд, причем каждое восприятие объекта сопровождается генерацией отдельной унитарной реакции. Лесная куница, как подвижный зверек, по восприятию объекта генерирует от одной до шести унитарных реакций (обычно – две), о чем можно судить по соответствующим элементарным реакциям, оставившим отпечатки на снегу.

Цепочка двигательных ответов, связанная с одним и тем же объектом и состоящая из некоторого числа унитарных реакций, допустим, равного k ($k \geq 1$), может, к примеру, обеспечивать приближение особи к объекту, потребление различных материальных ресурсов, заключенных в объекте, физический контакт с разными сторонами объекта (поскольку объект обладает пространственной протяженностью), его исследование.

Формально, последовательность этих унитарных реакций, реализованных особью на один и тот же объект, может быть выражена с помощью структурного автомата**,** в состав которого входит k элементарных автоматов.

---

[61] Вероятностный оператор $\boldsymbol{A}_1$, являясь избирательным акцептором дискретной средовой информации, получает на «вход» подмножество X, образованное объектами разных классов, случайно попавшими в сферу рецепции особи. Внутреннее состояние блока $\boldsymbol{A}_1$ детерминировано функциональной формой активности g_a, $a = 1, 2, \ldots, 7$, и его работа состоит в вероятностном выборе объекта x_q определенного класса ($q = 1, 2, \ldots, n$). Результат оператора $\boldsymbol{A}_1$ зависит от трех факторов: 1) внутреннего состояния g_a на такте времени T, равном по продолжительности одной ситуативной единице поведения; 2) наличия объектов соответствующих классов в X^T; 3) функции распределения $\Phi = (\varphi_1, \varphi_2, \ldots, \varphi_n)$, обеспечивающей выбор классов объектов, входящих в подмножество X^T. Считаем, что объекты классов, соответствующих текущей форме активности, имеются в наличии в естественной среде обитания в пределах поля рецепции особи (при условии, что среда обитания находится в границах видового ареала). Выходной элемент x_q ($x_q \in X$) есть результат работы вероятностного оператора $\boldsymbol{A}_1$, который, действуя на множество X, реализует условное распределение вероятностей классов объектов, попавших в сферу рецепции особи, при условии g_a , т. е. $\Phi(X^T \mid g_a)$. Формально $\boldsymbol{A}_1(X^T \mid g_a) = x_q$ (Владимирова, Морозов, 2014, с. 189).

x_q \ u^1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1	36.8	2.2	6.3	4.2				1.3	2.0	1.7								2.2	1.5	34.0			6.9								0.2	0.3	0.1			0.1		0.1	0.1
2	32.0	4.0	2.3		6.9				1.1									3.9	7.0		6.0		31.2	1.1						2.3			1.1					1.1	
3	45.0	5.3	1.0		2.4					1.0							1.0	2.4	1.8	1.0	3.0		34.1	1.0		1.0													
4	41.1	2.0	6.1		7.9													6.1	3.0				30.7	1.1							2.0								
5	36.7	3.5	4.1	1.6	0.3	0.3	0.6	0.3						2.5				2.2	18.7	6.6	7.6		11.9										0.3	0.3	0.3	2.2			
6	51.2	5.6	4.0		8.3													4.0	6.0		4.0		8.9								1.2			2.0	2.8			2.0	
7	22.2	5.3	10.1	1.9			1.0	1.0		3.0								7.7	9.7	1.4	25.6	4.3	6.3															0.5	
8	6.3	7.3	5.7	0.5					1.0		65.1							6.8	1.6				1.6	2.1					0.5			0.5			0.5		0.5		
9	52.0	4.7		2.6						8.7		5.3	2.0						3.3				14.0										0.7	3.3		0.7	2.0		0.7
10	6.2	2.1	1.4												9.0			4.1	3.4				71.0	0.7	0.7			0.7										0.7	
11	50.7	5.0	17.9			0.7												19.3			6.4																		
12	75.8	4.2	1.7			2.5												7.6	3.3		0.8													3.3				0.8	
13	29.4	8.3	7.3	0.9	0.9	0.9	0.9	0.9		1.8						0.9	5.5	14.7	8.3	2.8	13.8	0.9	0.9										0.9						
14	16.0	3.2	2.1				1.1			6.4								3.2	46.6	3.2			5.3	1.1									1.1	9.6				1.1	
15	74.9	4.8	1.2														1.2	8.3			1.2		6.0									1.2	1.2						
16	16.0		2.7							4.0								2.7	6.7		1.3		62.7			1.3	1.3		1.3										
17	64.3	11.0	11.0			5.5	1.4												2.7				2.7																1.4
18	9.0	2.4	7.5												10.1				40.0				26.2									2.4					2.4		
19	62.6	3.1	3.1				3.1		6.2										12.5				9.4																
20	9.7																		9.7				41.9			6.4				32.3									

Рис. 19. Стохастическая матрица, элементы которой суть вероятности сопряжений $x_q \rightarrow u^1$ классов объектов из «списка 1» (q = 1, …, 20) и разновидностей первых унитарных реакций $u^1 = u_j$ (j = 1, …, 39) (табл. 4) в составе ситуативных единиц поведения, инициированных восприятием объектов указанных классов (%). Строки матрицы соответствуют знаковым объектам x_q «списка 1», столбцы – унитарным реакциям u^1, начинающим ситуативные единицы поведения, связанные с восприятием этих объектов (Владимирова, Морозов, 2014)

В совокупности, набор, состоящий из k унитарных реакций, составляет ситуативную единицу поведения, ассоциированную с объектом x_q, воспринятым особью k раз и инициировавшим цепочку поведенческих «ответов». Здесь k – это а) число элементарных автоматов, входящих в состав структурного автомата; б) число последовательных восприятий особью одного и того же объекта, сопровождающихся генерациями двигательных «ответов»; в) число унитарных реакций, входящих в состав ситуативной единицы поведения, ассоциированной с данным объектом (Владимирова, Морозов, 2014) (рис. 20).

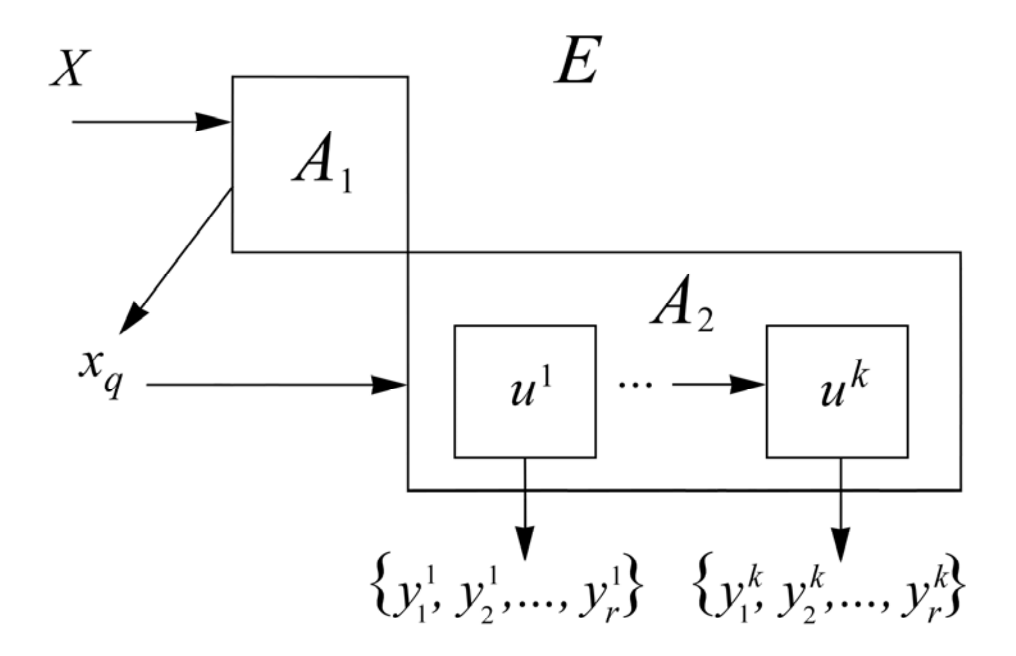


Рис. 20. Модель информационного взаимодействия особи и внешней среды, наблюдаемого по следам в ходе троплений во время реализации одной ситуативной единицы поведения. $\boldsymbol{A}_1$ – вероятностный оператор, осуществляющий выбор объекта определенного класса; $\boldsymbol{A}_2$ – структурный автомат; E – внешняя среда; X – «вход» оператора, или совокупность объектов, попавших в сферу рецепции особи за один такт; x_q – «выход» оператора, или объект определенного класса, который одновременно является «входом» структурного автомата; $\{u^1, \ldots, u^k\}$ – унитарные реакции, входящие в состав ситуативной единицы поведения, последовательно сменяющие одна другую в виде цепочки (иногда реализуется только одна унитарная реакция u^1, и тогда структурный автомат $\boldsymbol{A}_2$ состоит из одного элементарного автомата, $\{y_1, y_2, \ldots, y_r\}$ – один из «выходов» автомата $\boldsymbol{A}_2$, или последовательность элементарных двигательных реакций

В общем случае, особь, находящаяся в каком-либо состоянии u_i и воспринимающая объект x_q, по факту восприятия входного символа переходит в состояние u_j и продуцирует «выход», соответствующий новому состоянию: $\{y_{j1}, y_{j2}, y_{j3}, \ldots, y_{jr}\}$, где r не превышает числа элементарных реакций, соответствующих данной u_j. Особенностью функционирования первого элементарного автомата, выявленной в данном исследовании, выступает обусловленность формирования переходного состояния u^1 стохастической матрицей $P_1(g_a)$, функционирующей по правилу $x_q \to u^1$ (рис. 19).

Затем особь воспринимает следующий объект внешней среды. Но чаще в поведении особи реализуется ситуация, когда по факту первого восприятия объекта особь продолжает удерживать его в сфере своего внимания, генерируя ситуативную единицу поведения, состоящую из двух и более унитарных

реакций (рис. 15). То есть, после событий, описанных матрицей $P_1(g_a)$, особь дополнительно проявляет на объект x_q еще (k – 1) унитарных реакций. Эти реакции сменяют одна другую (k – 1) раз, развертывась по принципам, которые могут быть описаны матрицами вида $P_2(g_a)$ (рис. 21) (Владимирова, Морозов, 2014).

Стохастическая (по строкам) матрица $P_1(g_1)$ содержит в качестве своих элементов вероятности тех или иных первых унитарных реакций, проявленных куницами в составе ситуативных единиц поведения, генерированных по восприятию классов объектов (рис. 14), во время кормопоисковой активности.

Унитарная реакция, полученная по правилу, заданному матрицей $P_1(g_a)$, именуется u_j^1, после чего формируется «выход» первого элементарного автомата в виде одной или нескольких элементарных реакций, характерных для данной разновидности u_j. Первый выход структурного автомата складывается из элементов множества $\{y_{j1}, y_{j2}, y_{j3}, \ldots, y_{jr}\}$, где r не превышает числа элементарных реакций, соответствующих данной u_j .

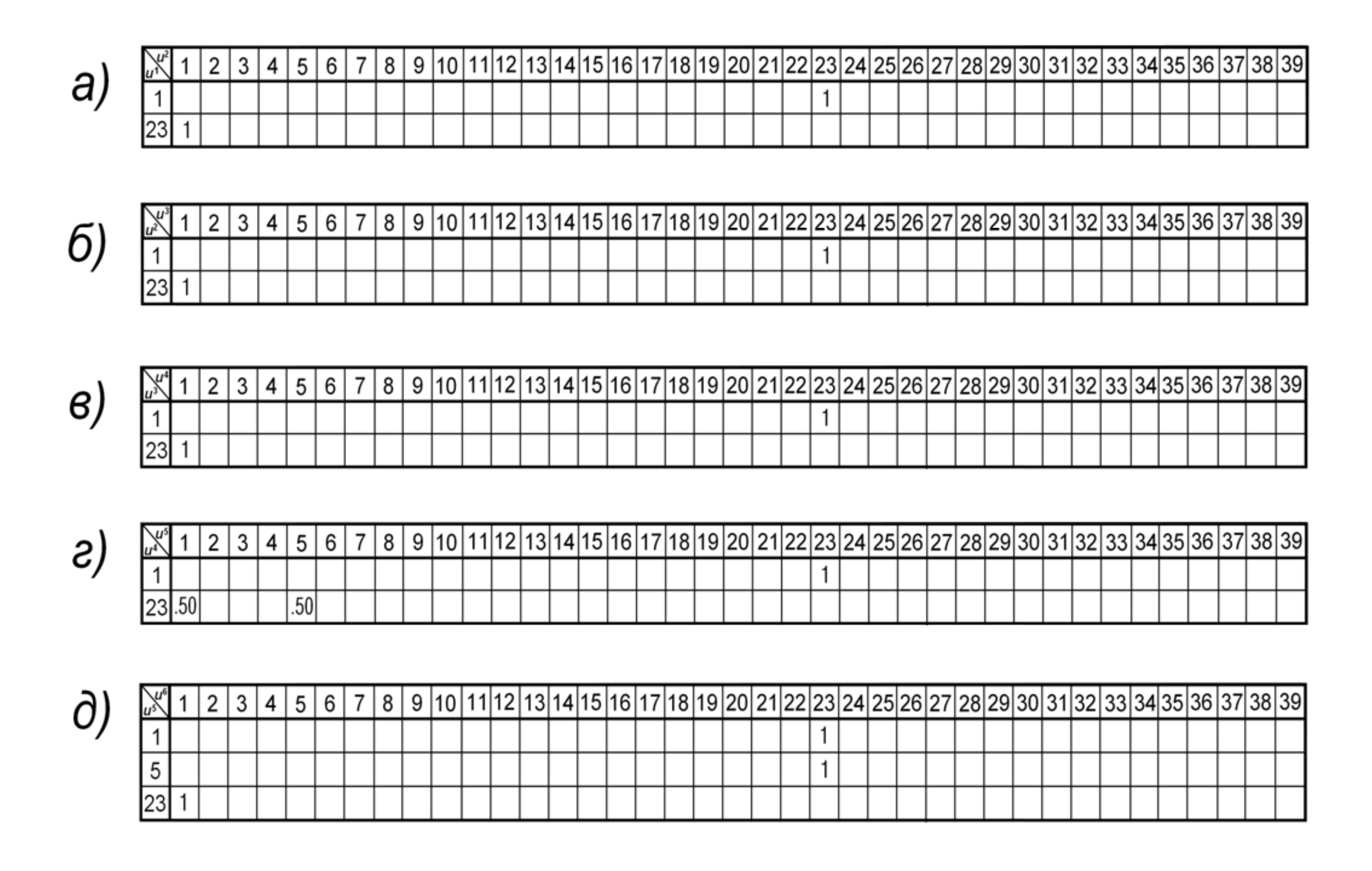
В течение некоторого времени актуальность восприятия одного и того же x_q сохраняется, и полученная реакция u^1, при повторном и последующих восприятиях того же объекта, отображается в следующие унитарные реакции $u^2, u^3, \ldots, u^k$ в составе данной ситуативной единицы поведения (рис. 20).

Эмпирически выявлено, что лесные куницы воспринимают один и тот же внешний объект, с последующей генерацией реакции, не более 6 раз подряд. Следующие унитарные реакции (из цепочки реакций, следующих за реакцией u^1), могут получить обозначения $u^2, u^3, \ldots, u^6$. Полученные унитарные реакции, последняя из которых именуется u^k, формируют соответствующие функции выхода; этот процесс аналогичен первому выходу структурного автомата, описанному выше.

Для всех последующих элементарных автоматов, входящих в состав этого же структурного автомата, переходы унитарных реакций $u_i \rightarrow u_j$ совершаются в соответствии с вероятностями, заданными стохастическими матрицами вида $P_2(g_a)$.

Обычно унитарные реакции, последовательно проявленные лесной куницей на один объект, представляют собой типичные двигательные «ответы» особи на данный класс объектов – реакции, функции которых направлены на выполнение цели, соответствующей текущей форме активности, а также реакции перемещения возле объекта. Иногда особь проявляет только одну унитарную реакцию на объект (одну по количеству), после чего переходит к восприятию следующего объекта, с генерацией двигательного «ответа», соответствующей классу данного объекта (рис. 14). В этом случае наиболее

вероятное качество унитарной реакции – перемещение, на втором месте – реализация цели формы активности.



а)

u^1 \ u^2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1																							1																
23	1																																						

б)

u^2 \ u^3	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1																							1																
23	1																																						

в)

u^3 \ u^4	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1																							1																
23	1																																						

г)

u^4 \ u^5	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1																							1																
23	.50				.50																																		

д)

u^5 \ u^6	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39
1																							1																
5																							1																
23	1																																						

Рис. 21. Одна из матриц вида $P_2(g_1)$. Вероятности переходов состояний второго $u^1 \rightarrow u^2$ (*а*), третьего $u^2 \rightarrow u^3$ (*б*), четвертого $u^3 \rightarrow u^4$ (*в*) , пятого $u^4 \rightarrow u^5$ (*г*) и шестого $u^5 \rightarrow u^6$ (*д*) элементарных автоматов, входящих в состав структурного автомата, работающего при условиях g_1 и x_3 и состоящего из шести элементарных автоматов (k = 6)

Обычно лесные куницы (и другие виды млекопитающих) продуцируют цепочку унитарных реакций при последовательном восприятии одного и того же объекта среды обитания. Наиболее общий ответ на вопрос о том, почему возникают переходы между унитарными реакциями, составляющими ситуативную единицу поведения, следующий: актуальная потребность, которой соответствует текущая форма активности, не была удовлетворена при предыдущей унитарной реакции, а генерация выхода – набора элементарных реакций, соответствующих предыдущей унитарной реакции, – не привела к достижению цели.

Возможны, как минимум, два варианта «выходов» (выходных реакций автомата), при которых конечная цель функциональной формы активности не достигается: 1) выход иного качества (в сравнении с результатом, необходимым

для достижения цели данной формы активности); 2) выход «правильного» качества, но в количестве, на данный момент не достаточном.

Пример первого варианта: при кормовой активности, в результате взаимодействия с предыдущим знаковым объектом (к примеру, с «кустом») и реализации предыдущей унитарной реакции («перемещение»), особь не встретила ожидаемый целевой объект («мышевидного грызуна»), хотя и реализовала по восприятию куста переход от «перемещения» к «поисково-пищевой реакции» (с одновременным выходом, соответствующим «поисково-пищевой реакции» – «остановкой» и «обнюхиванием»). По этой причине куница не смогла реализовать двигательные взаимодействия, необходимые при кормовой активности («поимка» и «поедание», с соответствующим выходом), а перешла к «локомоции двухчеткой по грунту» по восприятию объекта «дерево».

Пример второго варианта: при форме активности «обход участка», объект, ожидаемый особью в данном биотопе, – «пенек», – был встречен и отреагирован, но количества маркировочных реакций, реализованных на тот момент, оказалось не достаточно для удовлетворения потребности и перехода к следующей форме активности. В фазе роста численности популяции, потребность в маркировке границ кормового участка повышается, и цель (вернее, одна из целей), соответствующая форме активности «обход участка», после нескольких маркировок, выполненных куницей на объекты микроландшафта или растительности, не оказывается достигнутой. Аналогичная картина наблюдается после обильного снегопада, скрывшего ранее оставленные метки, а также в ситуации, когда снег не выпадал продолжительное время, из-за чего на маркировочных объектах скопилось много чужих меток.

Следующий аспект, обеспечивающий динамику унитарных реакций в ходе адаптивной активности особи в естественной среде обитания, – информационный. Поскольку успешная адаптация предполагает максимальное по времени устойчивое функционирование особи (вообще-то – не особи, а популяции, но на данном уровне моделирования можно ограничиться продлением времени жизни особи), то целью адаптивной жизнедеятельности является не скорейшее выполнение особью необходимых реакций, но также и приобретение сведений о состоянии условий и ресурсов среды обитания (по возможности, на участке большей площади, чем площадь, необходимая для обеспечения текущих потребностей). Поэтому при хороших кормовых условиях векторы перемещений особи между объектами среды обитания могут быть большей продолжительности, чем минимальная, а в отношении объектов, не результативных на данный момент времени, могут быть проявлены не только потребительские, но также и исследовательские реакции.

Взаимодействие особи с объектами среды происходит в условиях энергетических ограничений, наложенных на число реакций и продолжительность следовой дорожки факторами психофизиологической природы. В связи с этим, достигнув какого-либо знакового объекта среды обитания, особь, из экономии энергии на перемещения, а также по памяти о прошлых успешных взаимодействиях, реализует не только необходимые унитарные реакции, определенные формой активности, но и другие унитарные реакции, ассоциированные с данным объектом.

Адаптация происходит в движении, причем движение – это не только перемещение между разными объектами. Возможно восприятие одного и того же объекта несколько раз подряд. По каждому факту восприятия формируется переход от одной унитарной реакции к другой, с соответствующим выходом. Чаще всего с объектом оказываются ассоциированными две унитарные реакции, одна из которых – перемещение к объекту, вторая – реакция из класса потребительских или исследовательских реакций, необходимая для достижения цели при данной форме активности.

Кроме того, средовый объект, как правило, обладает линейной протяженностью, так что куница может перемещаться вдоль него, заходить вглубь него (куст) и на него, подниматься к верхней части объекта, оставаясь на грунте. Условно, в данной формальной схеме части объекта отдельными объектами не считаются, исходя из особенностей восприятия внешнего мира животными вида лесная куница. (В экологии ласки выделение частей объекта, таких, к примеру, как штабель дров, может иметь смысл). В целом, активность, движение, подвижность – общий принцип адаптации организмов типа «*животные»* как адаптивный ответ на изменяющуюся среду.

Общий принцип динамики унитарных реакций, осуществляемых особью по ходу восприятия какого-либо объекта внешней среды, такой: после использования материальных ресурсов объекта, особь переходит к ближайшему следующему объекту, обладающему ожидаемым ресурсом. В реальности ресурсы объекта чаще не материальные, а знаковые (то есть только несут сведения о потенциальной возможности материального ресурса в этом месте, или служат визуальными [ольфакторными] ориентирами при передвижении к ресурсу), то, достигнув объекта и не получив ожидаемого, особь, из экономии энергии перемещений, реализует на один объект несколько унитарных реакций, в надежде все-таки получить хотя бы любой полезный ресурс возле данного объекта. При этом автомат характеризуется автономным функционированием, то есть производит несколько раз переходы и выходы на один и тот же вход.

В целом, переходы детерминированы списком *у*-реакций (унитарных реакций), типичных для данной формы активности, но эта картина наблюдается только в том случае, если мотивация к реализации цели очень высока (если состояние живого организма, по А. А. Ляпунову (1980), близко к пределам

устойчивости). Одновременно с целью, заданной формой активности, особь выполняет исследовательские и игровые реакции, разминает мышцы, отвечает на особенности рельефа и т. д. Это усиливает стохастичность модели. Особь максимизирует время существования за счет сбора сведений о среде обитания, казалось бы, не нужных в данный момент времени. На пределах устойчивости (к примеру, крайне неблагоприятная среда и т.п.) особь решает тактическую задачу сиюминутного выживания, а в нормальном, то есть обобщенном состоянии – стратегическую. В первом случае ее можно уподобить детерминированному автомату (всегда при опасности лесная куница спасается на деревьях), во втором – вероятностному, собирающему информацию о среде обитания и последствиях внешних взаимодействий.

Воздействие эмоционального состояния на информационные процессы особи может быть понято как работа некоторой функции (Лоули, 1963; Симонов, 1970 и др.), которая в модельных обобщениях, предложенных в данной работе, обозначена буквой Ψ. Действие этой функции определяет два связанных показателя. Первый – общее число элементарных реакций, генерированных особью лесной куницы на следовой дорожке определенной протяженности (при той или иной форме активности и определенном количестве воспринятых объектов), второй – число элементарных реакций, входящих в состав одной унитарной реакции (Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998; Vladimirova, 2011).

Для хищных млекопитающих, проявляющих зимой активность, значимым эмоциональным фактором выступает уровень тревоги (стресса), зависящий от степени антропогенной трансформации среды обитания (Большаков, Корытин, 2012) и плотности популяции (Панов, 2005). Определение и описание этой функции – предмет отдельных исследований (Мозговой, 1982; Мозговой, Окунев, 1983; Фалин, 1986; Владимирова, Мозговой, 2010).

В данной работе, в отношении лесных куниц, перечислены разновидности элементарных реакций, входящих в состав одной унитарной (табл. 4), а также отмечено, что общее число элементарных реакций, проявленных особью на дистанции определенной протяженности при определенной форме активности и средней (или низкой) плотности популяции, прямо пропорционально зависит от степени антропогенной трансформации среды обитания, которая может быть выражена в условных баллах (Розенберг и др., 1993).

Ниже приведены шесть описаний последовательностей унитарных реакций лесных куниц, часто встречающихся в их кормопоисковой активности (g_1). Названия унитарных реакций (табл. 4) выделены курсивом[62]. 1) *Локомоция (ход) двухчеткой* (u_1) в направлении дерева; *ход двухчеткой* (u_1) в направлении

---

[62] За исключением данного абзаца, разъяснение значений слов, выделенных курсивом, приводится в «Глоссарии».

другого дерева; *ориентировочная реакция по ходу локомоции* (u_{18}); 2) *Ход шагом* (u_1) в направлении куста (валежины, стебля бурьяна, ветки, торчащей из-под снега); *перемена аллюра на двухчетку* (u_2); *ход двухчеткой* (u_1) к дереву. 3) *Начатая, но не завершенная попытка передвижения* (u_3) к кусту; *ход двухчеткой* (u_1) к дереву; *заход на основание ствола дерева* (u_4). 4) *Отдых по ходу локомоции* (u_9) вблизи дерева; *ориентировочная реакция* (u_{18}) налево, в сторону завалов растительного мусора; *ход двухчеткой* (u_1) направо, к кусту со следами мышевидного грызуна; *поисково-пищевая реакция* (u_1) на следах грызуна. 5) *Ход двухчеткой* (u_1) к кусту; *исследовательская реакция* (u_{19}) на куст; *ход шагом* (u_1) вокруг куста; *поисково-пищевая реакция* (u_{23}) на запах или звук полевки. 6) *Ход шагом* (u_1) вдоль тропы полевок; *поисково-пищевая реакция* (u_{23}) на тропу; *покопка* (u_{24}); *поимка* (u_{25}); *поедание грызуна* (u_{26}).

Соответствующие формальные цепочки принимают вид: 1) $u_1 \rightarrow u_1 \rightarrow u_{18}$; 2) $u_1 \rightarrow u_2 \rightarrow u_1$; 3) $u_3 \rightarrow u_1 \rightarrow u_4$; 4) $u_9 \rightarrow u_{18} \rightarrow u_1 \rightarrow u_1$; 5) $u_1 \rightarrow u_{19} \rightarrow u_1 \rightarrow u_{23}$; 6) $u_1 \rightarrow u_{23} \rightarrow u_{24} \rightarrow u_{25} \rightarrow u_{26}$.

В дальнейшем можно произвести оценку встречаемости объектов каждого класса в среде обитания. Она необходима для решения теоретической задачи обратного моделирования, когда по проявленным элементарным реакциям находятся унитарные реакции и вычисляются вероятности воспринятых классов объектов, с использованием стохастических матриц и сведений о вероятности реагирования куниц на объекты разных классов. В практике троплений, класс объекта, инициировавший ту или иную унитарную реакцию, обычно определяется непосредственно по следам.

Предложенные здесь обощения, касающиеся информационного взаимодействия особи и среды обитания, имеют ряд ограничений.

Во-первых, факторы и параметры, внешние по отношению к особи, учитываются опосредованно, через реакции особи. Иногда, главным образом при перемещениях, куницы совершают двигательные реакции без видимого внешнего стимула (под влиянием внутренних «импульсов»), что фиксируется в полевых дневниках как «реакция без объекта». Этот фактор должен быть учтен при построении вероятностных матриц, описывающих события территориальной активности. Такого рода операторное (или автоматное) преобразование в математическом моделировании вероятностных процессов получило название «эпсилон-переход» и означает переход между состояниями, который может быть выполнен без входного сигнала (Бухараев, 1981). В данном исследовании возможность моделирования ε-переходов учтена, – формализацией отсутствия входного сигнала, получившей название «без объекта» (см. выше «список 2»).

Во-вторых, в привычной среде обитания, в отсутствие новых объектов и событий, особь проявляет «динамический стереотип поведения», то есть генерирует реакции, порождаемые не внешней информацией, а памятью о предшествующих воздействиях (Судаков, 2002, с. 50).

В-третьих, в ситуации, представляющей угрозу безопасности, или в ситуации, когда состояние особи (голод, усталость, тревога) приближается к физиологической границе регулируемых параметров, наблюдается изменение стратегии управления поведением: от ситуативного, определенного действием знаковых объектов, к автономному, детерминированному только доминирующей мотивацией. В этом случае поведение особи может быть рассмотрено в форме конечного автомата, изменяющего свои состояния под действием внутренних факторов, включая память.

Рассмотрим примеры применения предложенных обощений модельного характера. Во-первых, можно формализовать описание событий, реконструируемых в ходе троплений, что может быть изображено в форме ориентированного графа. В качестве вершин графа, обозначенных окружностями, фиксируются проявленные особью унитарные реакции, сопровождающие восприятие объектов среды обитания (рис. 22). (Базовой единицей исследования выступают не внешние объекты, а поведенческие реакции, поэтому стрелки на рисунке идут не от объекта к объекту по ходу особи, а от одной унитарной реакции – к другой).

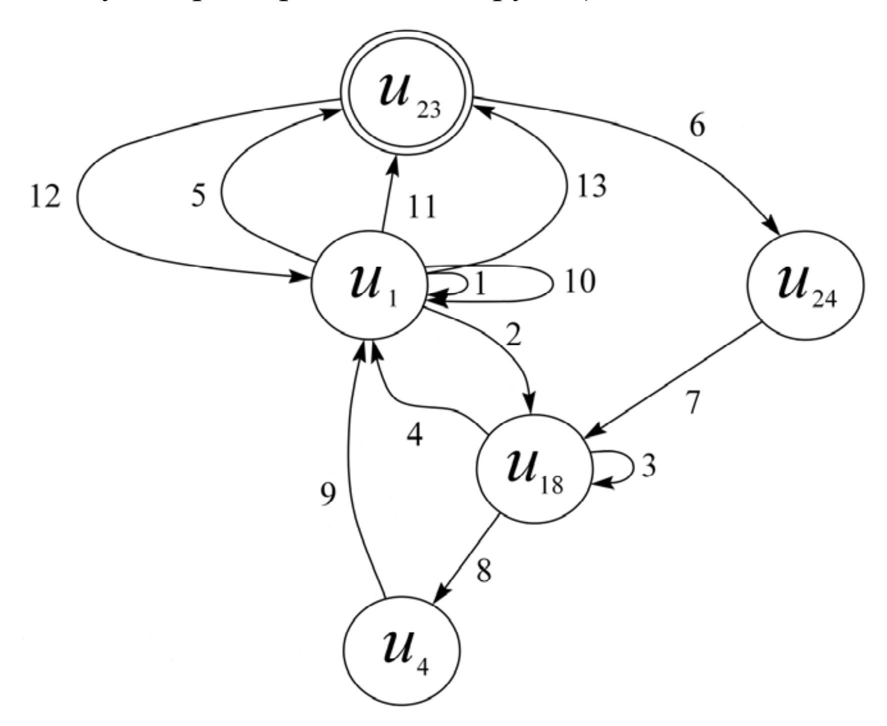


Рис. 22. Ряд событий кормопоисковой активности лесной куницы, формализованный в виде тринадцати последовательных унитарных реакций, с детализацией соответствующих «входов», «начальных состояний», «переходов» и «выходов» автомата. С помощью программы «Graphviz» (http://www.graphviz.org) события отражены в обобщенной форме, реализующей минимальное количество

вершин орграфа. Каждой вершине соответствует одна разновидность унитарных реакций. Вершине u_1 соответствует начальное состояние (локомоция по грунту двухчеткой), вершине, показанной двумя окружностями (u_{23}) – поисково-пищевая реакция.

Цифрами обозначено: 1 – дерево (x_q), локомоция лесной куницы двухчеткой (u_1) к этому дереву, генерация элементарной реакции типа $y_{1.1}$; 2 – завалы растительного мусора, поросшие кустарником, u_{18}, $y_{18.1}$, $y_{18.2}$; 3 – отдельно растущий куст, u_{18}, $y_{18.1}$, $y_{18.2}$; 4 – второе дерево, u_1, $y_{1.1}$, $y_{1.3}$; 5 – второе дерево, u_{23}, $y_{23.1}$, $y_{23.2}$; 6 – второе дерево, u_{24}, $y_{24.1}$, $y_{24.2}$; 7 – валежина, u_{18}, $y_{18.1}$; 8 – та же валежина u_4, $y_{4.1}$, $y_{4.2}$; 9 – третье дерево, u_1, $y_{1.1}$, $y_{1.2}$; 10 – второй куст, u_1, $y_{1.1}$; 11 – второй куст, u_{23}, $y_{23.1}$, $y_{23.2}$; 12 – третий куст, u_1, $y_{1.1}$, $y_{1.2}$; 13 – третий куст, u_{23}, $y_{23.1}$, $y_{23.2}$. Показаны ситуативные единицы поведения, состоящие из одной унитарной реакции (1, 2, 3, 9, k = 1), двух унитарных реакций (7 – 8, 10 – 11, 12 – 13, k = 2), трех унитарных реакций (4 – 6, k = 3).

Во-вторых, унифицированное описание позволяет акцентировать внимание исследователя на значимых эколого-этологических факторах. Так, высокая частота ориентировочных реакций (u_{18}) характерна для активности лесных куниц в антропогенной среде обитания (рис. 22). В третьих, анализ реакций, генерированных особью после восприятия следов жизнедеятельности конспецификов (или гетероспецификов экологически близких видов), позволяет учитывать воздействие на особь элементов биологического сигнального поля (Наумов, 1977) – системы более высокого порядка. Кроме того, модель допускает возможность исследования самоуправления (Эшби, 1964; Розенблют и др., 1983). Оно обеспечивается обратной связью – влиянием двигательного «ответа» на целевую функцию особи (Анохин, 1978; Судаков, 2002 и др.), или, в понятиях данной формализации, воздействием суммы выходных последовательностей элементарных реакций на продолжение прежней формы активности или появление новой.

Предложенный формализм, при уточнении его ключевых элементов – 1) матрицы вероятностей сопряжения входных значений с переходными состояниями первого элементарного автомата и 2) матрицы переходных вероятностей – представляется перспективным в деле сравнения эколого-этологических особенностей индивидов, возрастных и половых групп, популяций, экологически близких видов. Эти проблемы особенно актуальны при обитании животных в среде, трансформированной антропогенным воздействием. Видовой паттерн поведения полагается минимальным эквивалентом предложенного формализма. Назовем характеристики, которые, по мнению авторов, следует учитывать при разработке видового паттерна: 1) число элементарных реакций, генерированных особью на дистанции следов определенной протяженности

(интенсивность поведения); 2) разнообразие унитарных реакций (экстенсивность поведения); 3) классовое разнообразие воспринятых объектов и их число (уровень и избирательность освоения ресурсов среды); 4) состав и динамика форм активности (фазовая структура суточной активности).

Для окончательной формализации требуется решить следующие задачи: 1) подробнее описать функцию распределения, обеспечивающей выбор классов объектов, входящих в множество X; 2) построить стохастические матрицы P_1 и P_2 для всех форм активности и всех классов объектов; 3) уточнить функцию, задающую фактическое число элементарных реакций в составе текущей унитарной; 4) исследовать принципы, определяющие траекторию особи, в связи с условиями внешней среды и видовыми стратегиями адаптации; 5) в пределах суточной активности (или активности, исследованной за несколько суток), ввести метрические показатели, связывающие элементарные реакции, воспринятые объекты и расстояние, пройденное животным.

На материале троплений лесных куниц, собранном в зимние и ранневесенние полевые сезоны 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014 гг., была составлена матрица, сопрягающая классы объектов, воспринятые куницами при кормопоисковой активности, и частоты унитарных реакций, проявленных при первом восприятии объектов определенных классов (матрица, подобная той, что изображена на рис. 19). Результаты, полученные в 2011 – 2014 гг., не противоречили формальной схеме, описанной выше, включая процентные соотношения объектов «списка 1» и значения элементов матрицы $P_1(g_1)$ (рис. 19). Так, при восприятии куницами объектов класса «дерево» (в ходе кормового поиска) треть реакций, проявленных куницами, представляла собой перемещения животных по направлению к деревьям, треть – ориентировочные реакции в крону, остальные реакции распределились так: кормопоисковые реакции возле древесных стволов (или опустившихся до земли веток), ориентировочные реакции, попытки передвижения по направлению к дереву и отдых возле стволов по ходу локомоции.

Эффекты восприятия куницами классов объектов «кусты» и «заросли кустов» во многом идентичны (рис. 19), так что может возникнуть сомнение в правомерности разделения подобных объектов на два разных класса, но в качестве локусов возможного обитания мышевидных грызунов, заросли кустов для куниц привлекательнее отдельных кустов, и куницы обычно несколько раз подряд реагируют на заросли в поиске мышевидных, обходя их по периметру. Кусты обычно побуждают меньшее число элементарных реакций, то есть, при поиске куницами корма, их ценность – ниже, чем ценность зарослей. Кусты чаще зарослей вызывают у куниц разнообразные реакции, не связанные с добычей мышевидных: исследовательские реакции, побуждают к оставлению меток, инициируют заход под снег.

Валежины являются для куниц третьим по значимости классом объектов, инициирующим поиск грызунов (после кустов и зарослей), но валежины, особенно расположенные на краю кормового участка и сохранившие кроны, также используются куницами для устройств мест дневного отдыха и оставления экскрементов (хотя температура воздуха в дупле стоящего «живого» дерева обычно бывает выше, чем в дупле валежины (Новиков, 1959). В конце зимы картина местообитаний куниц значительно меняется (в связи с тем, что элементы растительности и рельефа засыпаются снегом), и куницы начинают реагировать на такие классы объектов среды обитания, как палки, ветки, снежные бугорки (хотя в реальности – это части кустов, зарослей и верхних веток валежин). В это же время в жизни куниц происходит ложный гон, и повышается число маркировочных реакций. На рисунке это событие отражено клеткой с координатами x_q=14, u^1=34 (рис. 19). Следы жизнедеятельности лисиц часто вызывают исследовательские реакции куниц (клетка матрицы с координатами x_q=5, u^1=19). Пеньки привлекают куниц (x_q=6, u^1=1) и иногда инициируют поиск грызунов; куницы взбираются на объекты этого класса и оставляют на них экскременты (x_q=6, u^1=34, 35). Свежая лыжня вызывает пассивно-оборонительные реакции (x_q=7, u^1=21). Свой след чаще всего вызывает у куниц подражательную реакцию – ход по своему следу (x_q=8, u^1=11). Следы особей своего вида интенсивно привлекают куниц, инициируя перемещения к ним (x_q=9, u^1=1). Высоко предсказуемую реакцию вызывают при восприятии следы мышевидных (x_q=10, u^1=23). Эти и другие сведения об особенностях приспособительной активности лесных куниц заключены в содержании матрицы $P_1(g_1)$, в виде значений ее элементов (рис. 19).

При наложении на матрицы дополнительных условий, можно исследовать элементарные исходы модели с целью выявления факторов, управляющих поведением (имеются в виду матрицы общего вида $P_1(g_a)$ и $P_2(g_a)$). Сюда относятся: 1) психологическая установка; 2) память агрегата о выходах, проявленных на предыдущих тактах работы; 3) влияние сигналов биологического поля на процесс выбора класса объекта и характер ответной реакции; 4) условия перемещений (сохранность или отсутствие троп, погодные условия, время суток, расстояние, пройденное особью с момента выхода из дневного убежища); 5) индивидуальные особенности животного, поведение которого моделируется (врожденная или приобретенная «склонность» к реализации тех или иных двигательных стереотипов, возраст, пол и психофизиологические характеристики особи – голод, усталость, тревога) и др. (Граков, 1981; Мозговой, Розенберг, 1992; Мозговой и др., 1998). Это приведет к усложнению модели и включению в ее структуру дополнительных входных феноменов, возможно, коррелирующих между собой.

3.6. Кормопоисковая активность лесной куницы в пойменных биотопах Среднего Поволжья и северной части Нижнего Поволжья

Кормовые объекты и особенности кормопоискового поведения лесной куницы

Лесная куница *(Martes martes* Linnaeus, 1758) снижает численность в ответ на усиление фактора риска (для этого вида животных повышение антропогенного влияния в биотопах обитания и увеличение доли открытого пространства являются факторами риска). Выживание молодняка затрудняется при ухудшении кормовых условий и обострении конкурентных отношений с родентофагами других видов (Граков, 1981). Исследование ограничений параметров жизнедеятельности (Zub et al., 2010), с выявлением суммарных затрат приспособительного поведения (Kooijman, 2010), – этапы моделирования стратегий, направленных на совершенствование бюджета энергии и оптимизацию поведения в целом (Swait, Marley, 2013; Владимирова, 2013б, 2013г; Владимирова, Ситникова, 2014). Подобные модели описывают способы реализации стратегий поведения, при которых максимизируется число благоприятных реакций (Guisan, Zimmermann, 2000 и др.). Активность лесной куницы синхронизирована с активностью ее кормовых объектов (Zielinski et al., 1983). Для успеха выживания также важны факторы, ассоциированные с экономическими аспектами добычи корма и общим снижением энергетических затрат жизнедеятельности.

У лесных куниц, родентофагов бореального происхождения, основной способ добычи корма – скрадывание, а не гонная охота (Юргенсон, 1956). Территория данного исследования представляет собой часть южной границы разорванного кружевного ареала лесной куницы, основные кормовые объекты которой, мышевидные грызуны, неплохо адаптированы к засушливым условиям обитания в речных поймах (Башенина, 1977). В северных местообитаниях, где особи крупнее, а суточный ход – протяженнее, в питании куниц, особенно самцов, важную роль играет более крупная добыча (белка, глухарь, заяц) (Юргенсон, 1947, 1967 и др.). Цель работы – анализ связей между явлениями, которые наблюдаются по ходу кормового поиска лесных куниц, а также исследование стратегий выживания зверей, приспосабливающихся к среде обитания в условиях повышенного риска опасностей антропогенной природы, энергетических ограничений и трофической конкуренции.

Модель стратегии поведения, как любая модель естествознания, должна иметь верифицируемый набор параметров, с соответствующей методикой получения количественных данных. Этому требованию отвечает метод детальных троплений следов млекопитающих (Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Морозов, 2014). Исследование эколого-этологических особенностей фуражирования лесной куницы проводилось в снежное время

года в пойменных биоценозах Самарской, Саратовской и Пензенской областей. Два участка обитания куниц в окрестностях г. Самары исследовали ежегодно с 1993 по 2013 гг., методически собирая материал по схеме, используемой в экологии животных для полевого стационара (табл. 20). Численность мышевидных грызунов определяли методом ловчих цилиндров, плодоношение трав, кустарников и кустарничков, а также численность птиц, белок и зайцев-беляков – на основании комплексных наблюдений. По поводу видовой принадлежности содержимого поедей, обнаруженных на следах лесной куницы, с признаками их использования куницей в пищу, автор консультировалась у самарского зоолога д. б. н. Д. П. Мозгового.

Таблица 20

Характеристика полевого материала, положенного в основу исследования кормопоисковой активности лесной куницы в снежное время года

№	Расположение участков, полевые сезоны	Вытроплено следов, *км* (по классической методике / по методике детальных троплений)
1.	Волжский р-н Самарской обл., левобережная пойменная дубрава р. Волги, в северной рекреации г. Самары; 1993 – 2013 гг.	76 / 17
2.	Волжский р-н Самарской обл., правобережный пойменный лес, произрастающий напротив г. Самары; 1993 – 2013 гг.	224 / 64
3.	Исаклинский р-н Самарской обл., междуречье рек Сока и Кондурчи; 2009 – 2011 гг.	28 / 9
4.	Кинельский р-н Самарской обл., пойма р. Самары; 2009 – 2011 гг.	30 / 11
5.	Красноярский р-н Самарской обл., пойма р. Кобельмы; 1993 – 1999, 2011 гг.	22 / 12
6.	Север Саратовской обл., пойма р. Бол. Иргиз; 2006 – 2011 гг.	24 / 11
7.	Восток Пензенской обл., пойма р. Кадады; 2008 – 2011 гг.	21 / 15
Итого:		425/139

По итогам проделанной работы были получены следующие результаты.

1. Кормовые объекты лесной куницы. На участках 1, 3 и 4 в летнее время года автором была обнаружена костяника обыкновенная (*Rubus saxatilis* L.). Этот факт косвенно свидетельствует о том, что раньше здесь произрастали сосновые леса – местообитания лесной куницы, на которых она достигает

максимальной численности[63]. В настоящее время в Среднем и на севере Нижнего Поволжья численность лесной куницы снижается. Судя по поедям, основу питания лесных куниц здесь составляют полевки (рис. 23). В период с ноября по апрель, куницы добывали, главным образом, рыжих полевок (*Myodes glareolus* Schr.) и полевок рода *Microtus*, причем поеди, состоящие из остатков животных этих видов, в сумме (по числу встреч) составляли более 85 % всех обнаруженных поедей. Кроме того, лесная куница использовала в пищу млекопитающих следующих видов (перечисленных по мере снижения частоты их встречаемости в поедях куницы): желтогорлая мышь (*Sylvaemus flavicollis* Melch.); малая лесная мышь (*Sylvaemus uralensis* Pall.); полевая мышь (*Sylvaemus agrarius* Pall.); обыкновенная белка (*Sciurus vulgaris* L.); мышь-малютка (*Micromys minutus* Pall.); домовая мышь (*Mus musculus* L.); водяная полевка (*Arvicola amphibius* L.); заяц-беляк (*Lepus timidus* L.); крот обыкновенный (*Talpa europaea* L.); обыкновенная бурозубка (*Sorex araneus*, L.); малая бурозубка (*Sorex minutus* L.); еж обыкновенный (*Erinaceus europaeus* L.); садовая соня (*Eliomys quercinus* L.); заяц-русак (*Lepus aeropoeus* Pall.).

2. Особенности кормопоискового поведения. О принадлежности следовой дорожки к функциональной разновидности «кормовой поиск» судили по следующим признакам: а) активность была локализована в местах обитания основных кормовых объектов (лесолуговые экотоны, облесенные овраги, просеки); б) переходы куниц от одного местообитания мышевидных грызунов к другому чередовались с кормопоисковыми и исследовательскими реакциями (покопки, следы обнюхивания оснований стволиков кустарников, стеблей бурьяна, стволов деревьев, валежин), а также с ориентировочными реакциями на близлежащие деревья; в) не было признаков других функциональных форм активности, таких, как «переход к другому кормовому участку», «обход участка», «ход в логово» и «из логова», «переход к местообитанию особи другого пола во время ложного гона», «миграция в пределах участка обитания субпопуляции». Больше половины следов суточной активности (по протяженности) составляли следы кормового поиска (табл. 21).

---

[63] Конечно, семена костяники могли быть занесены птицами. Однако, имеются исторические и ботанические свидетельства произрастания сосняков и дубрав на территории исследования сотни лет назад (Плаксина, 2001)

Таблица 21

Некоторые особенности кормопоисковой активности лесной куницы в пойменных биотопах Среднего и севера Нижнего Поволжья (1993 – 2013 гг.)

Показатель активности	*N**	Среднее значение ± ст. ошибка мин. – макс.	Дисперс. станд. откл.
Протяженность суточного хода особи, км	65	4,1 ± 0,3 0,7 – 11,2	5,6 2,3
Протяженность кормопоискового пути, в % от суточного хода	59	71,4 ± 6,9 25,7 – 100.0	881,3 41,7
Протяженность суточного хода, в км, приходящаяся на поимку одной полевки	38	1,8 ± 0,12 0,6 – 4,2	0,7 0,9
Протяженность следов куниц, проходящих по стациям, расположенным на границах лесных биоценозов, в % к общей дистанции следов, равной 84 км		61,3 ± 2,8 54,1 – 67,7	31,6 5,6

* – число троплений

Было выявлено, с применением методики детальных троплений (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012л), что поведение, наблюдаемое при кормовом поиске лесной куницы, слагается из следующих реакций: 1) подход к дереву (9,4 % всех реакций особи, проявленных по ходу ее кормового поиска); 2) оборонительная реакция, локализованная возле ствола дерева, с ориентировкой вверх, на крону (7,0 %); 3) подход к зарослям кустов (5,4 %), отдельно произрастающему кусту (3,2 %), валежине (2,9 %), пеньку (1,8 %); 4) поисково-пищевая реакция возле зарослей (3,3 %), отдельного куста (3,1 %), дерева (3,1 %); валежины (2,3 %); 5) поисково-пищевая реакция на следы мышевидных грызунов или их запах из-под снега, без привязки к видимому растительному объекту (2,4 %); 6) перемещение куницы по своему следу этого тропления (4,3 %); 7) подход к следам куниц (2,5 %), лисиц (1,1 %); 8) ход в направлении поляны, граничащей с кормопоисковой стацией (то есть, перемещение в направлении потенциального перехода к другому кормовому участку) (2,0 %); 9) пассивно-оборонительная реакция на следы лисиц (1,5 %); 10) ориентировочная реакция по ходу локомоции (1,2 %); 11) исследовательская реакция (1,0 %). Эти реакции составляли больше половины всех реакций (55,7 %), генерируемых куницей во время ее кормового поиска. С частотой менее 1,0 % при кормовом поиске встречались следующие реакции: а) перемена формы аллюра по ходу локомоции: на шаг, на галоп, на двухчетку; б) начатая, но не завершенная попытка передвижения; в) заход на плотные ветки кустарника, основание ствола дерева, валежину, пень, выверт, наклонный ствол,

муравьиную кучу, муравейник, наледь, снежный бугорок, завалы растительного мусора; г) перемещение по деревьям; д) отдых по ходу локомоции; е) смена активности с грунта на деревья; ж) перемещение по следам мышевидных грызунов, белки, зайца, ондатры, врановых птиц; з) покопка в поиске мышевидных; и) поимка грызуна; к) поедание корма: добытого, найденного на грунте, растительного; л) выкапывание запасов из снега; м) закапывание корма; н) охотничья реакция на птиц; о) перемещение с добытым грызуном или птицей; п) задиры коры в поисках личинок жуков-ксилофитов, а также другие реакции (фото 5, 12, 13, 12, 16, 20).

3. Энергетические ограничения активности. Особенности кормопоисковой стратегии. При расчетах протяженности пути, сопровождающего добычу одной полевки, использовались данные 38 троплений полных и частичных суточных наследов куниц, общей протяженностью 84 км. На этой дистанции куницы добыли 47 полевок (рис. 23, табл. 21). С начала ноября по конец марта, в среднем по месяцам, добыча одной полевки лесной куницей сопровождалась перемещением на дистанцию от 1,3 до 2,4 км. Возрастание двигательных «затрат», сопровождающих поимку одного кормового объекта, с осени до глухозимья, объясняется понижением температуры воздуха и нарастанием снегового покрова, что снижает обоняние и усложняет процесс добычи. В феврале, в период ложного гона, полевки отлавливались куницами чаще, чем в январе, что может быть объяснено общим повышением активности (и усилением внимания к проявлениям следов жизнедеятельности добычи), а также обострением обоняния. В марте, с формированием наста, перемещения куниц обычно облегчаются, а кормовой поиск усложняется в связи с уплотнением толщи снега и появлением подснежных корок. Одну полевку куница добывает, генерируя, в среднем, 1,79 км следовой дорожки (без учета функциональной формы активности). На одну поимку полевки приходится, в зависимости от численности полевок, погодных условий и навыков охоты, от 19 до 125 нерезультативных попыток особи лесной куницы по добыче грызуна, то есть, покопок, заходов под снег, валежины, заросли кустов и корни деревьев.

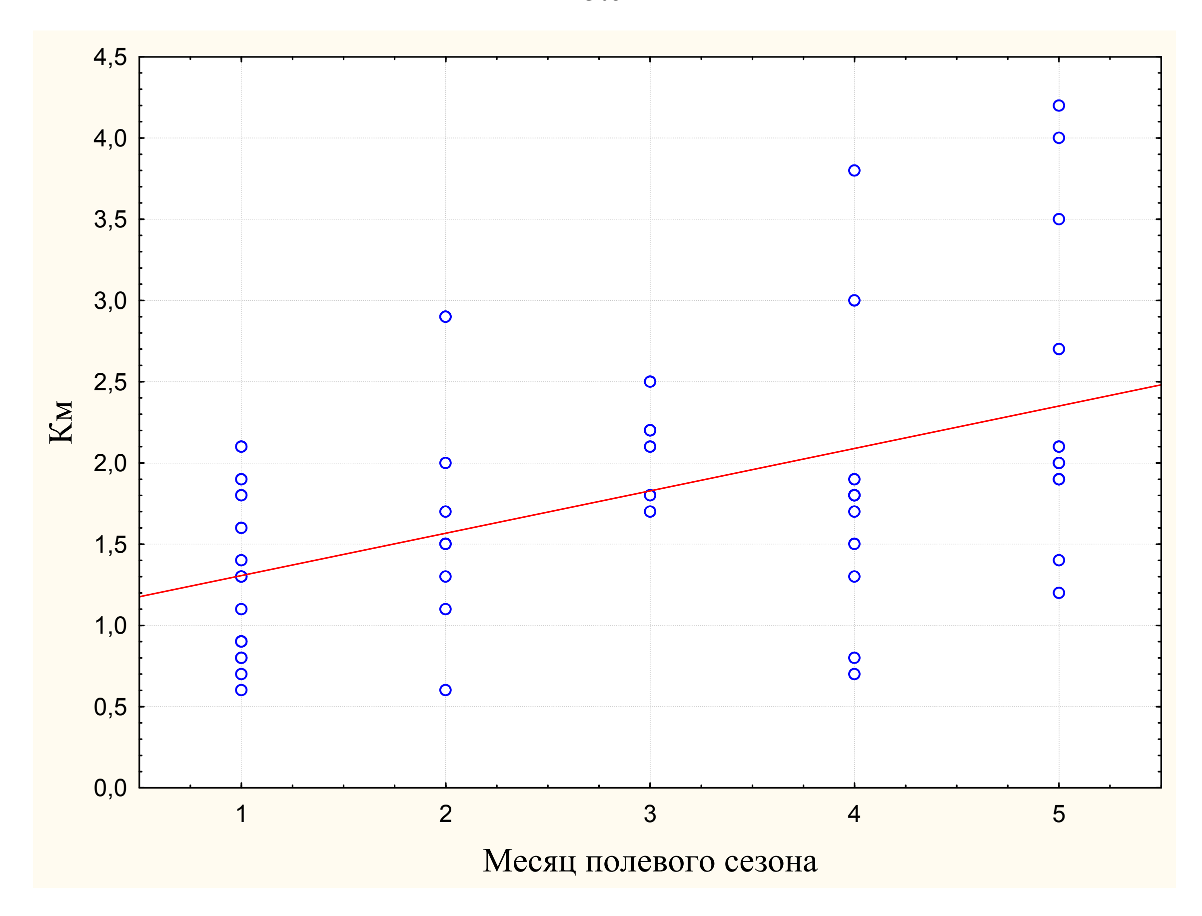


Рис. 23. Протяженность дистанции суточной активности лесной куницы, приходящаяся на поимку одной полевки, в *км*. Месяцы полевого сезона: 1 – ноябрь, 2 – декабрь, 3 – январь, 4 – февраль, 5 – март

Начиная с января, каждые четвертые сутки, в среднем, были «голодными», куницы не покидали логово двое-трое суток после сильных снегопадов (на основе анализа 15 троплений многосуточных следов, выполненных совместно с Д. П. Мозговым). Во время снежного полевого сезона куницы в среднем добывали 2 – 3 полевок в сутки (в конце осени – больше, до 6 полевок). Возможно, этого количества энергии и питательных веществ было недостаточно для жизнеобеспечения куниц. В начале зимы отмечались случаи фитофагии (куницы поедали плоды боярышника, терна, шиповника, рябины и дикой яблони), при недостатке основных кормов употребляли в пищу насекомоядных, обнаружив падаль или корм, запасенный лисицей, оставались кормиться поблизости на несколько суток. В годы низкой численности мышевидных куницы могли съесть крота (после оттепелей), в начале зимы – ежа. (По следам жизнедеятельности куниц были обнаружены остатки шкурок зверей этих видов, следы откапывания куницами этой ранее запасенной или найденной добычи). На белок куницы охотились и в годы их высокой численности (к примеру, такой была зима 2009 – 2010 гг.), и в годы низкой (одна успешная охота на 84 км следов). Куницы ходили по следам зайцев-беляков и охотились на них (одна успешная охота на 84 км следов). Зайцев-русаков и водяных полевок лесные куницы использовали в форме

недоеденных запасов лисиц и горностаев. Куницы внимательно изучали наследы сорок и ворон, иногда куницам удавалось раскопать и съесть их запасы. Охотились куницы на чечеток, поползней, синиц, снегирей, дятлов, дроздов, на ворон и сорок в местах их групповых ночевок, использовали в пищу закорников (личинок ксилофитов), а также остатки трапезы людей.

Если однотипная погода держалась несколько суток, а затем наблюдалась смена направления ветра, то куницы, как правило, переходили к другим кормовым участкам, причем, переходы совершались таким образом, чтобы дальнейшее перемещение по границам леса в поисках полевок осуществлялось навстречу ветру или в полветра. Ориентация кормового поиска по тропам многолетнего использования способствовала лучшему знанию территории и снижала риск опасности. Отдых в логове, расположенном поблизости от кормового участка, перемещение к другому кормовому участку по прямой, ориентация перемещений вдоль границы леса, сочетание в одной активности кормопоискового и защитного поведения, генерация инстинктивных двигательных стереотипов, «экономных» на число элементарных реакций, прекращение активности в сильный мороз – эти особенности поведения лесных куниц свидетельствовали о возможности снижения энергетических затрат активности, что особенно актуально в антропогенных условиях.

Не исключено, что часть добычи куница поедала в кронах или прятала, и это ускользало от наблюдения. Кроме того, в связи с погодными условиями (снегопад, поземка, ветер, оттепель), некоторая доля успешных фуражирований куниц могла остаться незамеченной. Часть поедей, оставленных куницами, могла быть растаскана сороками. Тем не менее, полученные данные позволяют сделать выводы относительно адаптивных стратегий кормового поиска лесной куницы. В целом, кормопоисковый путь лесной куницы в снежное время года слагается из перемещений между деревьями, кустарниками, валежинами, пнями и бурьянными зарослями, произрастающими по границе леса, что способствует максимально быстрой генерации куницами защитных реакций в случае опасности (заход на дерево) и максимизации успеха добычи рыжих полевок, поскольку подснежные гнезда рыжей полевки обычно приурочены «к высокой траве, кустарникам, пням и прочим «воздухопроводам» (Башенина, 1977, с. 11).

Также выявлены (на полевом материале, характерном для данного региона и времени исследования) некоторые особенности экологии и поведения лесной куницы, подтверждающие широко известные эколого-этологические закономерности. К примеру, в соотвествии с правилом экотона, или «краевого эффекта» (Краснощеков, Розенберг, 2002), куницы обоих полов устраивают убежища преимущественно на границах биотопов. Животные остаются «на дневку» не в гуще лесного массива, а на его окраинах или в изолированных маленьких «островках» леса. Интересно, что самки лесной куницы приближаются с меньшим количеством сопутствующих элементарных двигательных реакций к

объектам антропогенной природы против ветра, ориентируясь по запаху, а самцы – визуально.

Методом детальных троплений следов жизнедеятельности лесной куницы были выявлены особенности ее активности, не привлекавшие внимания зоологов при исследовании обычными полевыми методиками (Мозговой, 2005а; Владимирова, Мозговой, 2010г). Эти особенности, как правило, определяются зоопсихологическими феноменами, связанными с эмоциональной и мотивационной сферой особи: тревожностью, избежанием отрицательных эмоций, преимущественной направленностью на продление поведения текущего контекста. Например, при выходе из логова или места временного дневного отдыха лесные куницы обоих полов и всех возрастных групп по-возможности перемещаются «грядой», то есть по деревьям, а возвращаются в места отдыха перимущественно по грунту (данная особенность поведения лесной куницы в пригородной среде обитания была отмечена также Д. П. Мозговым (2005а). Причина такого поведения, по-видимому, заключается в стремлении лесных куниц минимизировать переживание негативных эмоций, связанных с выходом из убежища на открытую территорию, наследственно закрепленное в виде инстинктивного стереотипа.

На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы. Стратегии кормопоискового поведения лесной куницы заключаются в одновременном использовании наиболее кормных и безопасных участков фуражирования. Кормопоисковый путь лесных куниц в снежное время года ориентирован, главным образом, вдоль границы леса со стороны древесной растительности, и оказывается приуроченным к местам обитания рыжей полевки. Кормопоисковое поведение лесных куниц, локализованное по лесолуговым экотонам, облесенным оврагам и просекам, сопровождается подходами к ближайшим деревьям, с генерацией оборонительных реакций верхней ориентировки, чем достигается баланс защитного и кормопоискового поведения.

3.7. Стратегии фуражирования лесной куницы в антропогенной среде обитания (модельное обобщение)

Поиск кормовых объектов лесной куницей под влиянием риска. Максимизация полезности добычи кормовых объектов, минимизация возможного риска, заключенного в последствиях взаимодействия особи с опасными объектами среды обитания и получение информации о среде обитания – противоречивые задачи стратегии выживания. Достижение оптимального сочетания решений противоречивых задач в условиях энергетических ограничений. Сочетание оптимальных кормовых условий с защитными, благодаря ориентации кормового поиска вдоль лесолуговых экотонов

В общем случае, одной из целей любой живой системы является сохранение целостности, благодаря которой система обеспечивает свое существование, отличаясь от окружающей среды (Месарович, Такахара, 1978; Флейшман, 1978; Хакен, 2003 и др.). Это положение определяет и целевую функцию живого организма, которая заключается в максимизации времени жизни с одновременным сохранением гомеостаза (Ashby, 1959; Шамис, 2010 и др.), а также сохранение способности к помехоустойчивости, управляемости (со стороны вышестоящей системы[64]) и возможности самоуправления (Флейшман, 1982).

Млекопитающие для сохранения гомеостаза проявляют адаптивную активность в среде обитания, что может быть понято как решение ряда последовательно актуализирующихся задач. Перечислим их в порядке снижения приоритета: а) обеспечение безопасности; б) достижение энергетического баланса: максимизация добычи лучшего корма со снижением затрат на жизнедеятельность; в) снижение информационной неопределенности среды, включая освоение территории, – большей, чем та территория, которая необходима особи для обеспечения ее жизнедеятельности в данный момент времени (Владимирова, 2013б; Владимирова, Ситникова, 2014).

Особенностью животных является наличие физиологических ограничений на количество информации, которое может быть ими усвоено за определенное время (Ляпунов, 2011, с. 167). В этой связи, а также в связи с энергетическими ограничениями (Bechara, Damasio, 2005; Kooijman, 2010), адаптивное психическое отражение должно быть избирательным (Хайд, 1975; Анохин, 1978в и др.).

С другой стороны, хищные млекопитающие обычно функционируют в динамическом режиме, адаптируясь в нестабильной, гетерогенной, изменчивой среде обитания, указанные свойства которой усиливаются при антропогенной трансформации местообитаний (Озерова, Покшишевский, 1981; Клауснитцер, 1990и др.). В этой связи, для достижения максимальной эффективности и устойчивости функционирования, информация, усвоенная особью, должна не только содержательно соотвествовать актуальным целевым функциям (включая функцию самоуправления), но также включать сведения о регулярных или новых характеристиках среды (которые на момент получения могут не быть актуальными) (Кастлер, 1967 и др.).

Указанная выше последовательность приоритетов задач выживания (безопасность, обеспечение кормами, снижение информационной неопределенности среды обитания) характерна для хищных млекопитающих и выявлена на основе полевых наблюдений. При необходимости одновременного выполнения, задачи выживания могут быть противоречивыми. Способы,

---

[64] В данном случае, под «вышестоящей системой» понимается популяция.

которыми достигаются оптимальные сочетания их решений, условно назовем видоспецифическими стратегиями выживания. Стратегии выживания отличаются у животных разных видов, при различных уровнях антропогенной трансформации среды обитания и в различных частях ареала (Владимирова, 2013б, 2013г; Владимирова, Ситникова, 2014 и др.).

При любом приоритете задач выживания, цель управления живой системой организменного уровня остается неизменной – сохранить на максимально длительное время жизнеспособность особи, то есть не допустить «выхода» состояния организма «за границы» самостоятельно регулируемых параметров жизнедеятельности, включая функцию размножения (Ashby, 1959; Ляпунов, 1980; Шамис, 2010 и др.).

В литературе изложена точка зрения, согласно которой для животных первоочередной задачей выживания является обеспечение кормами, а защита от опасности, исходящей от окружающей среды – по приоритету вторая (Коваль, Редько, 2012). Исходя из популяционного подхода к вопросам экологии животных, автор данной монографии считает, что приоритет задач выживания, сложившийся в процессе эволюции, определяется условиями выживания популяции, а не отдельной особи (Галковская, 2001 и др.). При этом отдельная особь решает задачи выживания в ходе обычной жизнедеятельности.

С этой точки зрения, в стратегиях выживания приоритет задачи обеспечения кормами действует, по-видимому, в следующих случаях: 1) в отношении консументов первого порядка; 2) для организмов, характеризующихся *r*-стратегией размножения (в смысле Э. Пианки, 1981); 3) в популяциях, численность которых ниже возможного уровня, определенного по отношению к ресурсам среды обитания, и при действии *r*-отбора (в смысле Р. Мак-Артура и Е. Уилсона: MacArtur, Wilson, 1967).

Приоритет задачи обеспечения безопасности действует, по-видимому, в следующих случаях: 1) в отношении консументов второго порядка; 2) для тех организмов, которые характеризуются *К*-стратегией размножения (в смысле Э. Пианки, 1981); 3) при численности популяции, когда она близка *К*-емкости среды, и при действии *К*-формы естественного отбора, благоприятствующей более эффективному использованию средовых ресурсов, прежде всего, пищевых (в смысле Р. Мак-Артура и Е. Уилсона: MacArtur, Wilson, 1967).

Среди разнообразных проявлений жизнедеятельности особи какого-либо вида животных, к примеру, лесной куницы, можно выделить: а) продуктивные, обеспечивающие функционирование жизненно важных функций; б) шумовые (случайные), произведенные особью в ответ на нерегулярные средовые явления, индифферентные в данный момент времени по значению для выживания; в) вынужденные, произведенные особью в ответ на воздействие неблагоприятных факторов среды обитания. Особь остается жизнеспособной, если первые (проявления продуктивной жизнедеятельности), в энергетическом

отношении, способны покрыть расходы всех проявлений активности, включая случайные и вынужденные (Bechara, Damasio, 2005; Kooijman, 2010). Проблема усложняется тем, что в активности высших млекопитающих необходимым фактором адаптивного функционирования является способность нивелировать негативные состояния, вызванные стрессом (Селье, 1082). При приоритете задачи обеспечения безопасности предполагается, что среднестатистическая особь такой популяции обладает соматическим запасом энергии, позволяющим в течение некоторого времени рисковать успешностью добычи корма. При этом популяция не имеет возможности значительно снижать численность особей без риска исчезновения (Базыкин, 1985).

Популяция является живой системой надорганизменного уровня. В настоящее время широко используется моделирование «полуэмпирических соотношений» (Мышкис, 2007, с. 40), позволяющее исследовать причинно-следственные связи системы через формулировку определяющих соотношений и анализ результатов эксперимента.

Цель работы – проанализировав связи между феноменами, сопровождающими кормовой поиск лесной куницы, выявить способы, которыми обеспечивается «стратегия выживания» животных этого вида, то есть, достигается оптимальное сочетание решений задач живого организма, адаптирующего к среде обитания.

При средних показателях численности выживание популяции млекопитающих ассоциировано с выживанием (и размножением) среднестатистической особи (Шварц, 1980). Описание статистических показателей активности (Владимирова, 2012к; Hosseini, 2006 и др.), исследование естественных ограничений параметров жизнедеятельности (Чертов и др., 2007; Пузаченко и др., 2010), а также выявление суммарных затрат приспособительного поведения (Флейшман, 1982; Meer, 2006 и др.), – этапы моделирования стратегий, направленных на оптимизацию бюджета обменной энергии (Сегаль, 1975; Nisbet et al., 2000; Brose et al., 2008). Подобные модели описывают условия, при которых активность характеризуется какими-либо желаемыми свойствами в максимальной степени, а негативными – в минимальной (Guisan, Zimmermann, 2000; Railsback, 2001). Целесообразность поведения заключается в реализации стратегии, максимизирующей благоприятные реакции, и минимизирующей – неблагоприятные (Цетлин, 1969 др.). Здесь наиболее важны экономические факторы, ассоциированные с успешностью добычи корма и снижением энергозатрат на другие аспекты жизнедеятельности (Breckling et al., 2010; Zub et al., 2011).

Материал по исследованию стратегий выживания лесной куницы был собран в 1993 – 2013 гг. в пойменных биотопах Средней Волги и севера Нижней (поймы рек Волга, Самара, Кобельма, Кондурча, Кадада, Б. Иргиз)

методом зимних троплений. На основе анализа следов жизнедеятельности лесной куницы исследованы особенности поведенческой экологии этого вида хищных млекопитающих (табл. 16).

Территория исследования стратегий выживания лесных куниц расположена в регионе, высоко развитом в хозяйственном отношении (Васюков, 2007; Лесной…, 2008; Петухов, Паршаков, 2008; Черных и др., 2010). Местообитания диких животных здесь изменены человеком (Мозговой, Мозговая, 1997; Шуйская и др., 2007; Владимирова, 2009г). В целом, для среды, находящейся под воздействием антропогенного фактора, характерно направленное и быстрое изменение, а для местообитаний животных, локализованных в такой среде – нестабильность и гетерогенность структуры (Клауснитцер, 1990; Абрамова, 2005; Фридман и др., 2008 и др.).

Популяции некоторых видов хищных млекопитающих способны преодолевать помехи такого рода, а также использовать новые возможности, предоставляемые антропогенной средой обитания, в целях эффективного функционирования. (Сюда относятся лисица обыкновенная, и, в меньшей степени, – черный хорь, куница каменная и ласка) (Selva et al., 2005; Кораблев и др., 2012 и др.). Популяции других видов снижают численность и исчезают из среды, трансформированной человеком. (Это касается куницы лесной и горностая) (Захаров, 2005 и др.). В этой связи есть смысл рассматривать условия эффективного функционирования популяций, как сложных систем, характеризующихся устойчивостью, помехоустойчивостью, управляемостью и самоорганизацией (Флейшман, 1982, с. 29 – 35), «сквозь призму» задач теории сложных систем (Месарович, Такахара, 1978), с использованием понятий структуры, оптимальной системы и экстремальной среды (Флейшман, 1982; Фридман и др., 2008).

Передвигаясь по среде на дистанцию Θ, равную 2 – 4 суточным ходам, особь избирательно воспринимает m объектов x^1, x^2, … x^m, генерируя при этом ответные реакции. (Предельная продолжительность дистанции Θ определяется соматическими энергетическими запасами особи, погодными условиями и кормностью среды) (Гептнер и др., 1967; Сегаль, 1975; Kooijman, 2010; Zub et al., 2010 и др.).

Наблюдая данный процесс по следам лесных куниц, учитывали показатели, характеризующие особенности взаимодействия особи и среды ее обитания в качественном и количественном отношениях (Мозговой, 1988б; Владимирова, 2012в, 2012л; Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014). К ним были отнесены следующие феномены, различимые в ходе троплений по следам (табл. 4, 5).

1. Биоценотическая характеристика местообитания, в котором осуществлялась поведенческая активность особи определенной функциональной формы g_a, $a \in \{1,2, \ldots, 7\}$.

2. Число m и разнообразие n средовых объектов определенных классов x_q, в ходе восприятия которых особь лесной куницы проявила двигательные реакции: унитарные (u_i) и элементарные (y_{ih}). Здесь $x_q \in \{x_1, x_2, ..., x_n\}$, например, x_1 – дерево (для куниц это защитный объект, используемый при опасности, локализованной на грунте), x_2 – куст (место нахождения кормовых объектов – полевок).

3. Число l и качественная принадлежность унитарных реакций $u_i \in \{u_1, u_2, ..., u_{39}\}$, проявленных при восприятии m средовых объектов, например, u_1 – локомоторная реакция, u_{18} – ориентировочная.

4. Число r – количество элементарных реакций y_{ih}, входящих в состав одной унитарной реакций u_i и проявленных особью при ее реализации, $1 \leq h \leq r$; $h, r \in N$. Например, u_{30} – охотничья реакция на птиц, y_{30_1} – остановка и настораживание, y_{30_2} – прыжок, y_{30_3} – поимка птицы, y_{30_4} – пробежка после неудачной попытки охоты на птицу.

5. Число z – общее число элементарных реакций, произведенных особью при прохождении дистанции Θ, с восприятием m единиц средовых объектов и генерацией l единиц унитарных реакций.

Условимся, что в среде с характеристикой X опасные объекты распределены с частотой βm, а кормовые – с частотой γm. Доступен количественному учету показатель $d\gamma m$ – число единиц кормового ресурса, добытых особью на определенной дистанции следов, где m – число воспринятых объектов, γm– частота встречаемости ресурса, d – навык особи по добыче «среднестатистического» кормового объекта. (Условимся, что лесная куница питается рыжей полевкой). Теоретически (для любого типа местообитаний), варьирование показателя γ и параметра d описывается неравенствами ($0 \leq \gamma \leq 1$) и ($0 \leq d \leq 1$). Условимся, что лесная куница обитает в пределах ареала, сформировавшегося в процессе эволюции, и тогда обычно встречаются ситуации, когда ($0 < \gamma < 1$), ($0 < d < 1$), – то есть некоторая доля объектов внешней среды употребляется в качестве кормовых, и часть попыток кормодобычи, предпринятых особью, завершается поимкой и употреблением кормовых объектов.

Объект x определенного класса q отбирается, согласно правилу $\Phi(g_a)$, из множества объектов разных классов, попавших в поле восприятия особи[65]. Здесь $\Phi(g_a)$ – вероятностный оператор выбора класса объекта[66], g_a – функциональная форма активности (например, кормовой поиск, переход к другому кормовому участку и т. д.).

По ходу восприятия объекта x_q особь реагирует: переходит из состояния u^1 в состояние u^2. При этом в каждом состоянии она продуцирует элементарные двигательные реакции общего вида y_{i_h}. В составе одной ситуативной единицы поведения объект x_q может быть воспринят и отреагирован k раз (рис. 15), после чего особь переходит к восприятию другого объекта (Владимирова, Морозов, 2014).

В отношении любого r, а, следовательно, и z в целом, известно, что эти показатели повышаются при возрастании уровня антропогенной трансформации среды обитания (Мозговой, 1986г, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992), а также при повышении плотности популяции выше некоторого уровня, вызывающего стресс-реакции у особей, входящих в ее состав (Cristian, Davis, 1954; Chitty, 1957; Шилов, 1984 и др.). Число z выступает показателем энергетических затрат адаптирующейся особи.

Во-первых, при высоком уровне неопределенности условий среды обитания высокие показатели числа z свойственны, во-первых, для тревожных особей (Григорьян, Мержанова, 2008; Иноземцев, 2009 и др.). Уровень тревожности может быть ассоциирован с уровнем стресса в популяции и индивидуально-типологическими характеристиками высшей нервной деятельности (ВНД) особей, входящих в данную популяцию (Мозговой, 1976; Селье, 1982; Фалин, 1982; Gray, McNaughton, 2000; Владимирова, Мозговой, 2010а и др.).

Во-вторых, высокие показатели числа z могут свидетельствовать о высокой переключаемости особи на «метацелевое состояние», которое формируется в условиях фрустрации целесообразной мотивации (Apter, 1989). Такое «условно-рефлекторое переключение», пользуясь терминологией Э. А. Асратяна (1983), в пределах одного вида характерно для носителей сильных и подвижных типов ВНД.

При межвидовых сравнениях, в ряду хищных млекопитающих одной гильдии (Джиллер, 1988), адаптивное поведение, проявляющееся в

---

[65] Это правило отражает зависимость вероятности выбора объекта определенного класса (среди всех классов объектов, случайно встреченных в среде обитания по мере перемещения особи) от функциональной формы активности, реализуемой особью в данное время (Владимирова, Савинов, 2013; Владимирова, Морозов, 2014).

[66] Выше по тексту он был именован A_1 (Владимирова, Морозов, 2014, с. 189).

метацелевом состоянии[67], в большей мере должно быть свойственно обыкновенной лисице, а не лесной кунице, – в связи с относительной сложностью морфологии и функционирования центральной нервной системы животных этого вида (Асратян, 1983; Sevbak, 1983; Cowles, Davis, 1985 и др.). Это наблюдается на практике (Мозговой, Розенберг, 1982; Владимирова, Мозговой, 2002б, 2006а, 2007а и др.).

Если ρ_1 – энергия, заключенная в среднестатистической единице кормового ресурса (к примеру, в одной полевке), α – доля поглощения организмом лесной куницы энергии, содержащейся в единице кормового ресурса ($0 < \alpha < 1$), $d\gamma m$ – число единиц кормового ресурса, которое особь добывает на дистанции Θ, ρ_2 – энергия, затраченная на производство элементарной реакции y_{ih}, z – число элементарных реакций, произведенных особью на этой дистанции, ξ – энергия, необходимая для обеспечения психофизиологических процессов, то $E_1{}^{\Theta}= \mathrm{d}\gamma m\alpha\rho_1$, а $E_2{}^{\Theta}= z\rho_2 +\xi$, где $E_1{}^{\Theta}$ – добытая энергия, а $E_2{}^{\Theta}$ – затраченная. Энергетическая комфортность среды обитания может быть выражена как $E(X) = E^{\Theta}{}_1(X) - E_2{}^{\Theta}(X)$.

Общее условие выживания, которое должно выполняться на дистанции Θ, будет иметь вид (1); его оптимизированный вид – (2). При известных показателях кормности данной среды обитания и навыков добычи корма конкретной особью условие выживания приобретет вид (3).

$$E_2{}^{\Theta} \le E^{\Theta}{}_1 + E^{\Theta}{}_3, \ (1)$$

$$d\gamma m\alpha\rho_1 - z\rho_2 - \xi + \delta\rho_3 \ge 0 \ (2)$$

$$E(X) \to \max, \ (3)$$

$$E_2{}^{\Theta}(X) \to \min, \ (4)$$

где X – характеристика среды, выраженная через разнообразие и концентрацию средовых объектов определенных классов, $E^{\Theta}{}_3 = \delta\rho_3$ – энергия соматического резерва, с учетом доли усвоения δ.

Конкретные значения показателей энергоемкости среднестатистической добычи различных видов хищных млекопитающих (включая куницу лесную), энергетические потребности особей, а также необходимые суточные объемы потребления рассчитаны и опубликованы; числовые значения показателей, необходимых для определения пределов энергетического баланса можно подставить в формулы, которые здесь предлагаются, при проведении необходимых расчетов (Carbone et al., 2007 и др.).

---

[67] В ходе кормопоисковой формы активности проявлениями «метацелевого поведения» (Apter, 1989), или, в другой терминологии, проявлениями «субдоминантной мотивации» (Мак-Фарленд, 1988), выступают, например, исследовательские, коммуникативные, комфортные, ориентировочные, экскреторные реакции.

Эволюционно выработанные стратегии выживания лесной куницы, по-видимому, связаны с повышением успешности добычи корма, ведущейся на наиболее кормных и безопасных участках индивидуальной территории (Соболь…, 1973). В антропогенной среде обитания куницы ищут корм на ограниченной кормовой территории в условиях повышенного риска (Мозговой, 1976; Владимирова, Мозговой, 2010; Владимирова, 2013д и др.).

Количество энергии, затраченной особью за определенный период времени на «обогрев» (на физиологические процессы, сопровождающие жизнедеятельность), рост и адаптивную активность, не может быть большим, чем количество энергии, поступившей в организм за этот же период с добытым кормом, в совокупности с энергией, запасенной ранее в виде соматического резерва (имеются в виду жировые запасы и гликоген) (Kooijman, 2010).

При направленности поведенческих стратегий на повышение эффективности функционирования как отдельной особи, так и популяции лесных куниц в целом, встают следующие проблемы. При повышении числа объектов взаимодействия m снижается текущий уровень безопасности. Одновременно повышается вероятность успеха текущей добычи кормовых объектов. Снижение информационной неопределенности среды обитания обеспечивается возрастанием как m, так и z, однако энергетические ограничения жизнедеятельности, свойственные любому живому организму, требуют снижения показателя z. Особь одновременно должна как снижать m (для текущей безопасности), так и повышать m (для успеха текущей кормодобычи). Также, особь должна повышать m для усиления безопасности и роста успеха кормодобычи в будущем. Кроме того, при фиксированном m, особь должна одновременно как снижать z (для уменьшения энергетических потерь), так и повышать z (для снижения информационной неопределенности среды). При помощи каких поведенческих стратегий могут быть решены указанные противоречия?

С целью экологического мониторинга есть смысл исследовать условия, сочетающие снижение энергозатрат жизнедеятельности $E_2{}^{\Theta}$ с повышением продуктивности кормодобычи $E_1{}^{\Theta}$, а также снижением риска последствий взаимодействия особи с опасными объектами среды обитания, то есть, максимизацией mr по r. Это достигается неоднократной ориентацией кормового поиска лесных куниц по одним и тем же тропам (min βm по β), локализованным вдоль кустов (max γm по γ), произрастающим по лесолуговым экотонам.

Содержательная составляющая и определяющие соотношения модели энергетического баланса лесной куницы имеют следующий вид. Для лесной куницы характерно избирательное взаимодействие с объектами среды обитания (рис. 24) (Владимирова, Мозговой, 2010г).

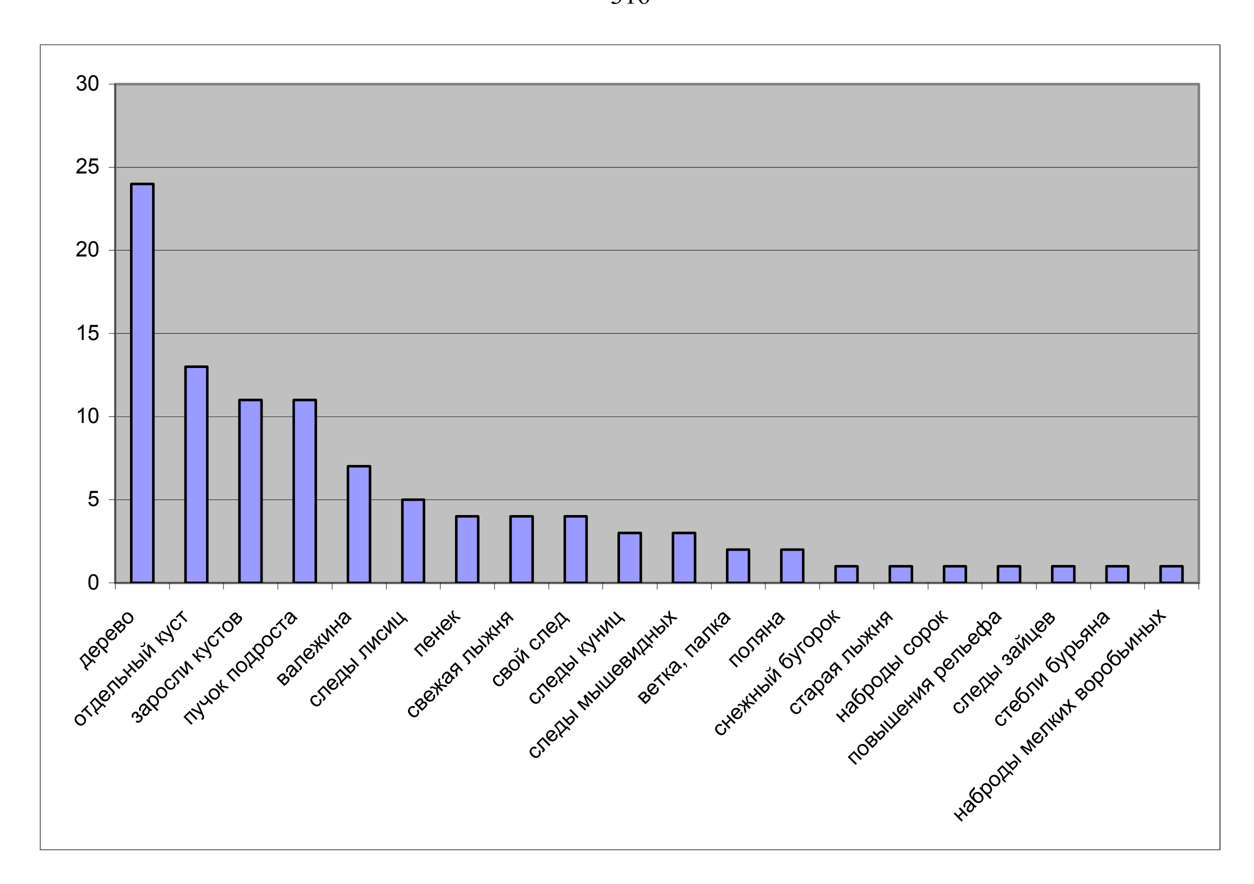


Рис. 24. Частота унитарных реакций (%), проявленных лесными куницами на двадцать наиболее значимых классов объектов среды обитания (все формы активности). По оси ОХ обозначено: дерево, отдельный куст, заросли кустов, пучок подроста, валежина, следы лисицы, пенек, свежая лыжня, следы куниц, следы мышевидных грызунов, ветка, палка, поляна, снежный бугорок, старая лыжня, наброды сорок, повышения рельефа, следы зайцев, стебли бурьяна, наброды мелких воробьиных птиц. По оси ОУ обозначена доля унитарных реакций (в %), генерированных куницами при восприятии данных классов объектов.

При этом, до 25 % всех классов объектов, воспринимаемых лесными куницами в ходе кормопоисковой активности, представляют собой деревья (Владимирова, Савинов, 2013). Иными словами, каждый четвертый–пятый объект, отреагированный куницей при кормовом поиске – это дерево (рис. 25).

Число реакций куниц на деревья увеличивается при повышении тревожности, что обычно сопровождается усложнением сенсорных процессов. Восприятие становится многоступенчатым; оно сопровождается начатыми, но не завершенными попытками передвижения особи по грунту (это видно по следам) (Владимирова, Савинов, 2013) (рис. 26).

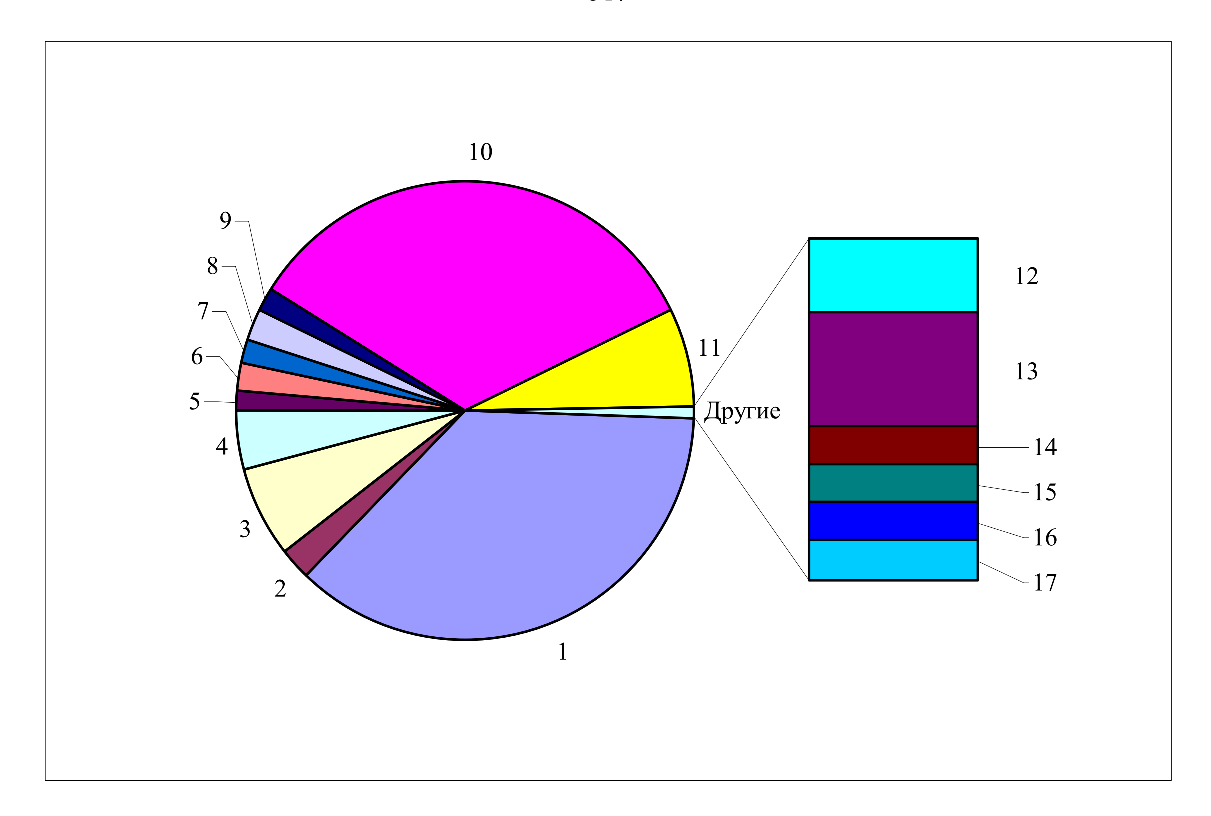


Рис. 25. Реакции, проявленные куницами при восприятии деревьев: *1* – ход в направлении дерева (36,8 %); *2* – перемена аллюра (2,2 %); *3* – попытка передвижения (6,3 %); *4* – заход на основание ствола (4,2 %); *5* – заход в крону, ход по стволам и веткам (1,3 %); *6* – отдых у ствола (2,0 %); *7* – смена активности с грунта на деревья (1,7 %); *8* – ориентировка (2,2 %); *9* – исследовательская реакция (1,5 %); *10* – верхняя (оборонитльная) ориентировка (34,0 %); *11* – поисково-пищевая реакция (6,9 %); *12* – задиры коры в поисках личинок ксилофитов (0,2 %); *13* – самоочищение (0,3 %); *14* – экскреция (0,1 %); *15* – перемаркировка (0,1 %); *16* – уход под снег (0,1 %); *17* – заход в дупло (0,1 %) (Владимирова, 2013е)

Кормовой поиск лесной куницы зачастую ведется вдоль границ древесной растительности или в чаще леса (Граков, 1981; Сидорович, 1997; Владимирова, 2011б и др.), чем достигается минимизация $r\rho_2$ по r защитного компонента кормопоискового поведения. Лесные куницы, при восприятии опасных объектов, уходят на близлежащие деревья с помощью стереотипных (инстинктивных) реакций, экономных на число двигательных элементов, содержащихся в одной унитарной реакции $u_i = u_{20}$, что обеспечивает минимизацию $r\rho_2$ по r защитной реакции u_{20} (табл. 22) (Владимирова, 2013д, 2013е; Владимирова, Ситникова, 2014).

Проанализируем выражение $d\gamma m a\rho_1 - z\rho_2 - \xi + \delta\rho_3 \geq 0$ на возможность оптимизации. Показатель $d\gamma m$ оптимизирован предыдущими поколениями лесных куниц, сформировавшими тропы и приурочившими кормовой поиск к наиболее кормным участкам местообитаний. Константы ρ_1, ρ_2, ρ_3 не управляются особью. Показатели α, m, z, ξ и d определяются

приспособительными особенностями поведения (к примеру, отдыхом в убежище под снегом, изолированном от морозного воздуха, употреблением минералов и витаминов с растительными компонентами пищи для улучшения усвояемости кормов и др.).

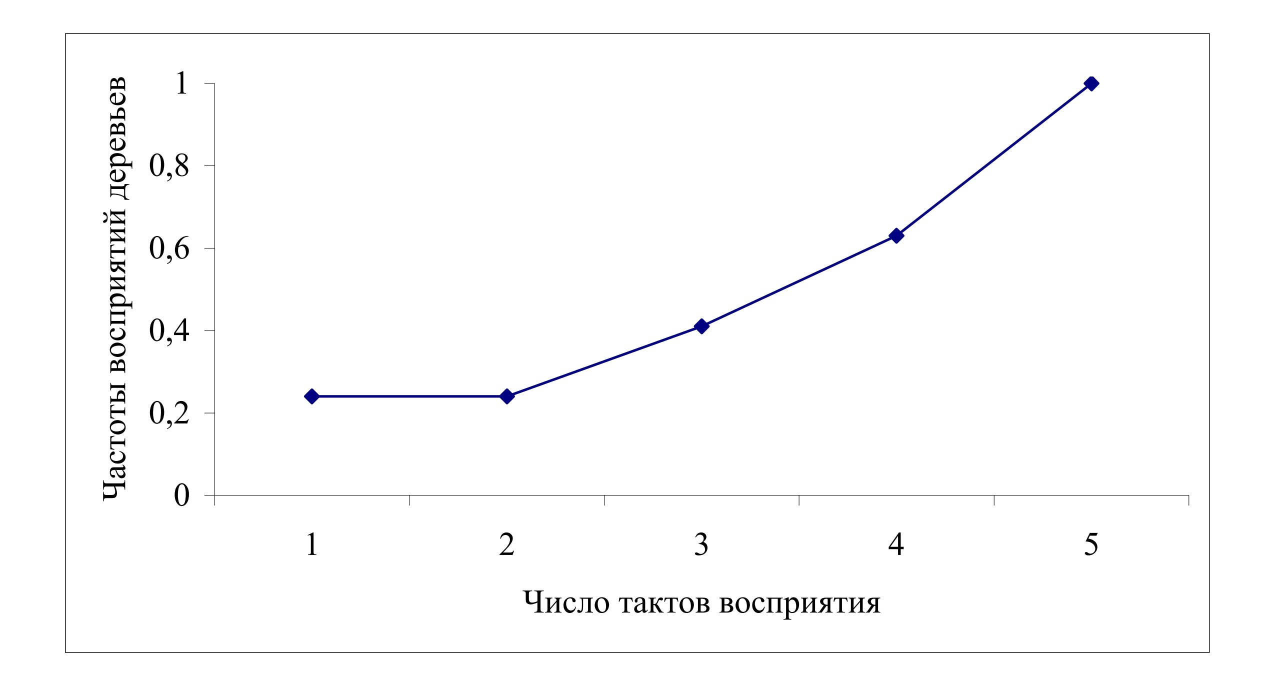


Рис. 26. Частоты восприятия деревьев лесными куницами при различных по числу тактов способах восприятия (Владимирова, Савинов, 2013)

Таблица 22

Статистические показатели экологии и поведения лесных куниц, значимые для достижения энергетического баланса и снижения риска активности (пойменные биотопы Среднего Поволжья и севера Нижнего (1993 – 2013 гг.)

Показатель	Значения показателя		Условия, при которых показатель принимает экстремальные значения
	Ср. знач. ± ст. ошибка / мин. – макс.	Дисп. /ст. отклонен.	
Среднее число воспринятых объектов, *N** = 103	20.3 ± 0,2 11.0 – 33.0	17.4 4.1	Зависит от формы активности, максимальных значений достигает при кормовом поиске, минимальных – при переходах
Среднее число проявленных элементарных реакций, *N** = 103	175,2±6,8 76,0-304,0	3994,6 6,8	Зависит от доли жировки в суточной активности. Максимален во время ложного гона.

			Падает с возрастом особи.
Суточный ход особи с февраля по середину марта*, км*	4,5 ± 0,4 2,8 - 8,9	2,0 1,5	Возрастает во время ложного гона
Продолжительность перехода на другую кормовую территорию, *м*	1528,5±172,1 241,0-3060,0	624441,5 751,0	Увеличивается с конца января, особенно у самцов
Продолжительность жировки в составе суточной активности в %	63,9±7,1 20,6-100	522,0 29,6	Максимален при использовании лесолуговых экотонов, минимален – при переходах к участкам обитания партнеров
Среднее число воспринятых объектов, *N** = 103	20.3 ± 0,2 11.0 – 33.0	17.4 4.1	Зависит от формы активности, максимальных значений достигает при кормовом поиске, минимальных – при переходах

* число 400-метровых дистанций следовой дорожки, на которых определен данный показатель

В среднем, в снежное время года в сутки одна особь лесной куницы добывает около 3-х рыжих полевок, каждые четвертые сутки – «голодные» (Гептнер и др., 1967; Мозговой, 1971; Соболь…, 1973; Carbone et al., 2007 и др.). Согласно представлениям *DEB*-теории (Kooijman, 2010 и др.), лесная куница должна потреблять в сутки около 190 грамм мясной добычи (Carbone et al., 2007 и др.). Известны также энергетические затраты, необходимые особи определенной массы тела на перемещение шагом, прыжки, заходы на возвышения, а также затраты на дыхание и обогрев (углеводный обмен), возрастающие у млекопитающих в состоянии тревоги (Рашевски, 1968; Nisbet et al., 2000 и др.).

Показатель *z,* рассмотренный за несколько суток, варьирует в большей степени, чем $d\gamma m$, увеличиваясь в 1.5 – 2 раза (и более) в период ложного гона. Это значит, что резервы энергетического баланса особи, при условии, что она имеет соматический энергетический запас, не растет и не размножается, – относительно высоки.

Преимущественное восприятие деревьев лесными куницами свидетельствует о том, что для выживания этого вида снижение риска не менее важно, чем оптимизация фуражирования по продуктивности. Энергетические затраты возрастают при повышении числа непродуктивных и защитных

реакций, входящих в состав показателя *z*, например, при удлинении переходов к местам дневных убежищ или другим кормовым участкам.

Характерная для лесных куниц ориентация активности по одним и тем же тропам, локализованным вдоль лесолуговых экотонов, дает возможность снизить степень риска и уменьшить число защитных реакций. Такая стратегия сопровождается максимизацией продуктивности кормодобычи. При этом достигается сочетание ориентировочного, защитного, коммуникативного и кормопоискового поведения в одной последовательности реакций (Владимирова, 2013б; Владимирова, Ситникова, 2014).

Таким образом, адаптирующаяся в естественных условиях особь млекопитающих решает, как минимум, две задачи: 1) достижение безопасности; 2) получение энергии (и вещества) в количестве, превосходящем затраты энергии, которые необходимы для ее добычи. Для сохранения энергетического баланса, энергия кормовых объектов, которую особь получает за определенное время, должна быть не меньше следующих слагаемых: 1) энергии, затраченной на добычу корма, 2) энергии, затраченной на непродуктивную (по отношению к добыче кормовых объектов) активность, необходимую для выживания; 3) энергию, связанную с физиологическим функционированием организма (ее можно условно считать константой, для данного пола, возраста, времени года).

Необходимым (но не достаточным) условием выживания особи, является соблюдение следующего неравенства: непродуктивные энергозатраты должны быть не меньше энергозатрат, необходимых для осуществления активности, обеспечивающей степень безопасности особи, превышающую деструктивный потенциал среды обитания.

Эволюционно выработанные стратегии выживания лесных куниц связаны с успешностью добычи корма на наиболее безопасных и кормных участках территории. В антропогенной среде кормовой поиск ведется на ограниченной кормовой территории в условиях повышенного риска. При этом куницы отбирают из потока внешней информации однообразные сведения, передвигаясь по многолетним тропам, а в ситуации информационной неопределенности среды обитания проявляют защитные реакции. Поведение лесных куниц в большей мере управляется видовыми стереотипами, чем индивидуальной памятью.

Таким образом, на основе формализма, разработанного по материалам зимних троплений, унифицированы энергетические ограничения активности лесной куницы (Владимирова, 2013б; Владимирова, Ситникова, 2014). Показано, что оптимальные кормовые условия сочетаются с оптимальными защитными при фуражировании, ориентированном вдоль лесолуговых экотонов (Владимирова, 2013д). При этом, в одной многофункциональной и стереотипной цепочке движений, сопровождающих кормовой поиск,

объединяются защитные, кормовые и ориентировочные реакции (min *l*, min Δ*z*). Тем самым достигается оптимальное сочетание решений задач адаптивной активности.

3.8. Установка как способ управления адаптивными стратегиями поведения млекопитающих (модель)

Отбор лесной куницей из внешней среды более однообразных сведений по сравнению с обыкновенной лисицей. Преимущественное проявление лесной куницей в ситуациях неопределенности защитных реакций. Проявление лисицей защитных и исследовательских реакций в подобных ситуациях. Преимущественное управление поведением лесной куницы со стороны видовых стереотипов, а не индивидуальной памяти.

В данной главе сохраняются принципы и параметры моделирования поведения лесной куницы (*Martes martes*) и обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes*), примененные в предыдущей главе. «Большинство биологических параметров имеет эволюционное происхождение» (Ильичев, 2009, с. 7), стереотипы адаптивного поведения, по-видимому, не являются исключением. Взаимосвязь устойчивости и сложности биологических систем в настоящее время предполагается, но окончательно не доказана (там же, с. 12). Это же справедливо и в отношении способности хищных млекопитающих разных видов к выживанию в антропогенных условиях, с одной стороны, и сложности строения центральной нервной системы (функционирования высшей нервной деятельности), – с другой (Владимирова, 2012и).

Используя язык математического моделирования, полагается, что перед хищными млекопитающими, ведущими большую часть года одиночный образ жизни, встают следующие задачи: 1) обеспечение безопасности особи в данный момент времени; 2) достижение баланса полученной и потребленной энергии; 3) снижение информационной неопределенности среды обитания, что способствует оптимальному решению выше упомянутых задач в будущем. Первая задача обладает приоритетом выполнения, обеспечивая дальнейшее существование особи.

Максимизация числа проявленных реакций, генерированных особью при взаимодействии с новыми объектами, – условие достижения оптимального решения первой и третьей задач, максимизация числа воспринятых объектов – дополнительное условие оптимального решения третьей задачи (Шоломицкий, 2005; Алехин, 2006 и др.). Оптимальное сочетание способов решения различных задач выживания, или, иными словами, баланс (Swait, Marley, 2013), лимитирован энергетически (Kooijman, 2010). В данном случае достижение баланса требует минимизации числа проявленных реакций при повышении избирательности взаимодействий. При одновременной постановке задачи

противоречивы; оптимальное решение предполагает применение ситуативного управления (Бесекерский, Попов, 2004 и др.).

Отличия в способах принятия перцептивных решений и выбора ответных реакций у куницы лесной и лисицы обыкновенной определены возможностями памяти, коррелирующей с объемом головного мозга. Память о предыдущих состояниях среды и проявленном «ответном» поведении, а также комплексный анализ информации, периодически осуществляемый особью, формируют у нее установку – состояние, предшествующее деятельности и задающее предрасположенность к определенным содержаниям восприятия и определенным поведенческим «ответам» (Узнадзе, 2004). Формирование установки может быть рассмотрено как способ самоуправления выбираемыми объектами и генерируемыми реакциями.

Разновидность установки обозначим d_μ (*directive* (англ.) – директива). Выбранная установка на общий способ взаимодействия особи со средой не изменяется за такт *t,* где *t* имеет смысл времени и принимает целочисленные значения.

Пусть $d_\mu \in \{d_1, d_{2_1}, d_{2_2}\}$; d_1 – установка на взаимодействие, изолирующее особь от опасных объектов внешней среды, она сопровождается сужением восприятия и генерацией защитных реакций; $d_{2_}$ – установка на ассимилирующее взаимодействие, она сопровождается избирательным восприятием классов объектов по правилу $\Phi(g_a)$ и генерацией реакций, направленных на использование вещества, энергии и информации в соответствии с функциональной формой активности g_a.

Пусть $d_{2_} \in \{d_{2_1}, d_{2_2}\}$, где d_{2_1} – установка на непосредственное потребление, то есть, на немедленное использование ресурсов среды, d_{2_2} – установка на информационное взаимодействие особи со средой обитания, то есть, на получение особью сведений о наличии в среде необходимых ресурсов.

Пусть подмножество X' образовано классами объектов, образующими видовой умвельт лесной куницы, X'^1 – классами объектов, являющимися сигналами опасности и инициирующими защитные реакции куниц при их восприятии, X'^2 – классами объектов (видового умвельта), безопасными для куниц, X'' – классами объектов, не входящими в видовой умвельт.

Выбор куницей той или иной установки осуществляется по следующему алгоритму. Установка d_1 выбирается в следующих случаях: 1) в состоянии информационной неопределенности, то есть в ситуации, когда многие объекты внешней среды, воспринятые особью, принадлежат подмножеству классов объектов, не специфичных для восприятия лесными куницами X''; 2) при восприятии одного или нескольких сигналов опасности – классов объектов, принадлежащих подмножеству X'^1. В противном случае выбирается установка

d_{2_1}. Выбор установки d_{2_2} может быть осуществлен некоторыми немолодыми куницами, – позже, и в тех случаях, когда поведение, реализуемое некоторое время в соответствии с установкой d_{2_1}, не дало результатов, соответствующих g_a.

Живые системы характеризуются возможностью автоматического управления (Ляпунов, 1980; Новосельцев, 1989 и др.). Формальная схема в виде конечного автомата (Цетлин, 1963) может быть использована для моделирования процесса выбора куницей разновидности установки d_1 или d_{2_1}:

$$\varsigma(t+1) = A\ [\varsigma(t), I(t+1)],\ (1)$$

$$\zeta(t) = Z\ [\varsigma(t)].\ (2)$$

Здесь $\varsigma\ (t)$ – состояния автомата, I – входная переменная (внешняя информация, комплексно оцененная особью).

I может принимать одно из двух значений: 1 и 0. Ситуация I = 1 соответствует восприятию особью информации X'' или X'^1, при условии, что $X'' \approx X_t$ или $X'^1 \in X_t$, где X_t – множество классов объектов, воспринятых за такт t, $X'' \approx X_t$, что соответствует состоянию информационной неопределенности. Ситуация I = 0 соответствует восприятию особью информации типа $X'^2 \approx X_t$, где подмножество X'^2 образовано классами объектов видоспецифического умвельта *M. martes*. Выходная переменная $\zeta(t)$ может принимать v различных значений, ζ_1, ... ζ_v, v – емкость памяти автомата. В частном случае, рассмотренном для лесной куницы, выходная переменная автомата $\zeta(t)$ принимает два значения – d_1 и d_{2_1}.

Адаптивные стратегии хищных млекопитающих других видов, определяющие общий способ взаимодействия вида со средой обитания, характеризуются другими алгоритмами. Так, лисица обыкновенная, в состоянии информационной неопределенности, формирует установку d_{2_2}, а не установку d_1. Формализация процесса выбора особью установки d_{2_1} или d_{2_2} возможна в виде двухблочной модельной конструкции с обратной связью, где результат активности, формализованной работой второго блока, влияет на начальное состояние первого блока. Поведение, соответствующее установке d_{2_1}, в большей мере характерно для животных, обитающих в центральной части видового ареала, при условии, что среда обитания трансформирована действием антропогенного фактора в незначительной степени. В среде, наполненной объектами, опасными для жизни, а также в среде, бедной необходимыми ресурсами, поведение всех видов млекопитающих чаще определяется установками d_1 и d_{2_2}.

Успешность выживания какого-либо вида животных в антропогенных условиях под управлением установки зависит от способности определить оптимальную продолжительность такта *t*, что, в свою очередь, зависит от степени сложности высшей нервной деятельности. Экологический смысл установки заключается в экстраполяции комплексно оцененной информации. Это позволяет животным в ряде случаев отказаться от тотальной максимизации числа реакций, проявленных при восприятии неизвестных объектов (для минимизации риска) и повысить избирательность средовых взаимодействий – ситуационно минимизировать восприятие объектов определенных классов.

Для лесной куницы свойственна генерализация защитной установки, что приводит к нарушению энергетического баланса особи, лисица же способна к адекватному выбору разновидности установки в соответствии с требованиями среды обитания. Тем самым достигается баланс решения противоречивых задач, сформулированных выше. В целом, в среде обитания, характеризующейся избытком нерегулярных факторов и повышенной динамикой условий, стратегии выживания, основанные на стереотипных ответах, – малоэффективны.

ГЛАВА 4

ИНФОРМАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПОПУЛЯЦИЙ МОДЕЛЬНЫХ ВИДОВ СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ

4. Введение

Четвертая глава посвящена, говоря словами А. Н. Северцова, «исследованию группировок животных на малых пространствах и взаимных отношений этих малых фаун» (Северцов А. Н., 1855, цит по: Новиков, 1959, с. 4). Стараясь максимально использовать методологию комплексного биоценотического подхода, автор в течение довольно длительного времени (с 1993 г. по 2014 г.) проводила регулярные исследования экологии хищных млекопитающих. Животные населяли, главным образом, две облесенные территории, локализованные в окрестностях г. Самары (рис. 11, табл. 9, 10)[68]. В конечном итоге, исследования по частным вопросам экологии естественных группировок животных оказались объединены в целое не только общей территорией обитания зверей, но также информационной концепцией и методом зимних троплений. Ниже изложены обоснования, материалы и результаты этой работы, а также перспективы ее практического применения.

Конечным смыслом современного экологического исследования считается направленность его результатов на преодоление экологического кризиса и процветание человечества. Предполагается сохранение глобальных условий биосферы относительно тождественными тем условиям, при которых происходило формирование человека как вида (Шварц, 1976б; Report…, 1992 и др.). Стабильность функционирования биогеоценозов выступает гарантией их сохранности в качестве живых систем, отвечающим запросам биологического вида «человек разумный» как консумента (Исаченко, 1980; Spuge, 1986; Мозговой, 2005б и др.). Экологический мониторинг предполагает проведение мероприятий, направленных на повышение устойчивости экосистем, подверженных антропогенной трансформации своих компонентов и структуры в целом (MacArthur, Pianka, 1966; Müller, 1997 и др.). Для этого необходимо знать закономерности их функционирования (принципы повышения жизнеспособности, управляемости, эффективности функционирования), а также уметь выявлять и предупреждать необратимые изменения структуры, определять критические значения антропогенной нагрузки, неизбежной в

[68] Часть исследований затронула территории, расположенные в Самарской области (Красноярский и Кинельский районы), а также в Пензенской и Саратовской областях. В этой связи, отдельные вопросы экологии модельных видов освещены в сравнительном эколого-географическом ключе.

современных условиях (Флейшман, 1982; Новосельцев, 1989; Розенберг и др., 2004 и др.).

Системный подход к экологии животных стал утверждать себя в качестве ведущей теоретической установки более полувека назад. В состав биогеоценоза животные включены в форме зооценоза, складывающегося из популяций. «Основной принцип экологии – исследование жизни животных в естественной среде обитания. Организмы утверждают себя не в форме отдельных особей, а в форме популяций. Экология все в большей степени становится экологией популяционной» (Шварц, 1967в, с. 7). Комплексные натуралистические исследования животных предполагают изучение организмов в биогеоценозах (1), использование данных естественных наук, смежных с экологией животных (2), организацию многолетних стационарных наблюдений на сравнительно небольших пространствах (3), внедрение количественных методов оценки и сравнительно-географической методики (4) (Новиков, 1959).

Одной из теоретических установок комплексного эколого-этологического подхода к изучению естественных группировок животных считается интеграция процесса адаптивного поведения особи в общую картину динамики окружающей среды (Новиков, 1959; Morse, 1980; Рожнов, 2005 и др.). Исследование вопросов экологии популяций в связи с условиями их существования, выявление механизмов устойчивости природных популяций, а также научное обоснование мониторинга характерно для такого подхода (Рожнов, 2005 и др.).

Этим задачам, с точки зрения автора монографии, отвечает исследование информационных аспектов взаимодействия популяций модельных видов со средой обитания. При этом, следует различать количество информации, содержащейся в какой-либо системе (Margalef, 1958), и закономерности ее использования[69] (Коган и др., 1977; Флейшман, 1982; Горшков и др., 2002 и

[69] Наличие в какой-либо системе большого количества информации свидетельствует о ее сложности и указывает на потенциально высокую устойчивость такой системы (May, 1973; Свирижев, Логофет, 1978; Одум, 1986 и др.). Однако для выживания особей и популяций имеет большое значение избирательное реагирование на сведения, содержащиеся в среде обитания (Хайнд, 1975), способность игнорировать мало значимую информацию (Корытин, 2001; Костандов, 2006 и др.), а в случае необходимости – переход в пассивное состояние (Ильичев, 2009). Тотальная максимизация информационных взаимодействий особей и популяций с надсистемами не является гарантией их эффективного функционирования, так как ведет к непродуктивной потере энергии (Владимирова, 2013б, 2013в и др.). Иногда это различие между наличием информации в живых системах и использованием информации живыми системами не принимается во внимание (Фокина, 2009а). Это приводит к ошибочным выводам, касающимся, например, способности какого-либо вида-интродуцента к освоению новых местообитаний, или возможности биогеоценоза по предоставлению вселенцам подходящих ресурсов и условий (Фокина, 2009б).

др.). Использование внешней информации свойственно организмам[70] (Корогодин, Корогодина, 2000 и др.). Интенсивность и избирательность данного процесса регулируется на уровне популяций и биогеоценозов, – как систем надындивидуального уровня, для которых характерна более высокая степень организации (Наумов, 1977в; Ляпунов, 1980; Мозговой, 2005а; Никольский, 2013 и др.).

Проблема устойчивости популяций повсеместно обостряется в настоящее время в связи с антропогенной трансформацией условий существования организмов (Соколов В. Е., 1992 и др.). Широкая комбинация и диапазон факторов, порожденных антропогеном и влияющих на популяции, требуют всестороннего изучения, с учетом возможности множественной детерминации наблюдаемых явлений (Большаков, 1983; Huston, 1994; Hilborn, Mangel, 1997; Shurin et al., 2001; Belovsky et al., 2004). Сравнительные исследования позволяют выявлять механизмы эколого-этологических адаптаций, обеспечивающих приспособление популяций животных к антропогенному изменению среды обитания (Соколов, Ильенко, 1976; Doncaster, Dickman, 1990; Шилова, 1999; Соколов, 2003; Захаров, 2005; Игенбаева, 2006; Gompper et al., 2006; Булахов и др., 2010; Корытин Н.С., 2011, 2013 и др.).

«Все особи в популяции связаны друг с другом определенным паттерном отношений (социальных, пространственных, биотопических и пр.), и через этот паттерн интегрированы в целостную систему надындивидуального уровня» (Фридман и др., 2006, с. 3). Адаптация животных к обитанию в условиях, трансформированных человеком, происходит опосредованно, через приспособление к новой структуре популяционных отношений; «измененный паттерн» структуры популяции «координировано меняет поведение отдельных особей в популяционных группировках» «в сторону все большего приспособления» (там же, с. 4 – 5)[71]. Так, в антропогенной среде обитания отмечается повышение управляющей роли биологического сигнального поля (Мозговой, 1985а); в том числе, отмечен рост числа подражательных реакций, проявленных животными (Корытин, 1986).

Для антропочувствительных видов млекопитающих, обитающих в антропогенной среде, остро встает проблема сохранения численности популяций, – на уровне, не меньшем чем тот, который необходим для воспроизводства и обеспечения резерва внутрипопуляционного полиморфизма (Базыкин, 1985; Северцов А. С., 2005 и др.). Известно, что внешние факторы

---

[70] В качестве пользователей информации здесь не подразумеваются технические системы, настроенные определенным образом (Eco, 1976; Владимирова, 2006 и др.).

[71] Концептуальные положения, высказанные московским орнитологом В. С. Фридманом (с соавторами) относительно роли динамики популяционной структуры в процессе приспособления животных к среде, трансформированной антропогеном, пригодны, по мнению автора данной монографии, и для осмысления возможных путей адаптации млекопитающих.

оказывают влияние на динамику численности популяции «преимущественно путем изменения структуры популяции» (Шварц, 1967в, с. 9). В этой связи, выявление типичных ответов представителей внутрипопуляционных группировок, проявленных ими на действие факторов среды обитания, трансформированной людьми, выступает одной из задач популяционной экологии животных в условиях повсеместного экологического кризиса (Юргенсон, 1947; Мозговой, 1976; Геодакян, 1991 и др.).

Есть точка зрения, согласно которой антропогенный фактор изменяет фенотипическую структуру популяций диких животных в сторону преобладания носителей тех фенотипов, которые наиболее терпимы к воздействию такой трансформированной среды обитания (Мозговой, 1976, 1978; Владимирова, Мозговой, 2010а и др.). У куницы лесной, например, обладание более терпимым к «антропогену» фенотипом ассоциировано с половой принадлежностью особей и в большей мере свойственно самцам. Из-за этого, теряя осторожность, самцы гибнут в пригородных биотопах в больших количествах, чем самки (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 76). Для многих видов млекопитающих характерна и более высокая смертность молодняка в антропогенной среде обитания (Смирнов, 1967; Владимирова, 2012з и др.)

Поведенческие реакции млекопитающих могут служить маркерами структуры и динамики популяций (Наумов, 1981; Яблоков, 1987; Джиллер, 1988; Гиляров, 1990). По мнению Б. П. Мантейфеля, «поведенческая адаптационная система, направленная на весь комплекс биотических и абиотических факторов», имеет особое значение «при биотических отношениях животных, отличающихся повышенной сложностью и изменчивостью» (Мантейфель, 1974, с. 9). Это значит, что особенности использования информации, в том числе, особенности внутрипопуляционных контактов особей, могут маркировать популяционные характеристики и указывать на состояние факторов среды обитания (Мозговой, 1986; Мозговой, Розенберг, 1992).

Н. П. Наумов пишет в связи с этим: «Этологическая структура неодинакова у разных видов; она закономерно изменяется при сезонных и непериодических изменениях условий существования, колебаниях плотности популяции и отличается у популяций, занимающих разные биотопы» (Наумов, 1972, с. 37). По мнению А. М. Гилярова, пространственные характеристики популяций находятся в корреляции с состоянием абиотических факторов среды, а демографические – с состоянием биотических факторов (Гиляров, 1990). Млекопитающие отвечают изменением поведения на динамику и биотических, и абиотических факторов (Wilson, 1975; Дэвис, Кристиан, 1977; Менждел, Кларк, 1992).

Ранее была выявлена связь степени поведенческого полиморфизма популяции и уровня гетерогенности окружающей среды (Беляев, Трут, 1964;

Мозговой, 1976; Слоним, 1976; Флинт, 1977; Жмуд, 1983; Плюснина, Трут, 1983; Яблоков, 1987; Фабри, 1993; Мозговой, Розенберг, 1992; Анохин, Судаков, 1993; Мозговой, Владимирова, 2002 и др.). Исследования такого рода особенно актуальны в связи с тем, что «степень изменчивости признаков определяется не их генетической природой, а значением в жизни популяции» (Шварц, 1967в, с. 11). Метафорическое выражение «жизнь популяции», использованное С. С. Шварцем, отсылает к задачам сохранения устойчивости популяций и жизнеспособности группировок, входящих в ее состав. Выяснение механизмов эволюционно устойчивых стратегий экологических систем разного уровня остается актуальной проблемой современного естественнонаучного исследования (Рожнов, 2005; Ильичев, 2009 и др.).

Э. В. Ивантер (1975) предложил заменить анализ отдельных факторов, влияющих на популяционную динамику млекопитающих, исследованием целостной «экологической ситуации», складывающейся из совокупного действия экзогенных и эндогенных параметров (абиотических и биотических факторов среды, плотности и структуры популяции, «емкости» угодий). «Все они действуют в неразрывном комплексе, и выделить главные практически невозможно» (Ивантер, 1975, с. 229 – 230). В данной работе точка зрения Э.В. Ивантера полностью разделяется, а антропогенная среда, с которой взаимодействуют животные, рассматривается в качестве комплекса порою взаимосвязанных факторов (Владимирова, 2012д и др.).

В настоящее время полагают, что «дифференцированная оценка ландшафтов» должна осуществляться «по их роли в воспроизводстве и поддержании численности популяции»; наиболее значимым для выживания малочисленных и редких видов является сохранение «хорологического ядра популяции» – «размножающейся части популяции, занимающей территорию с лучшими гнездовыми и кормовыми условиями» (Пономарев, Малышев, 2012, с. 174). В связи с этим, есть смысл определять площадь территорий, благоприятных для обитания животных, по следам их плодотворной жизнедеятельности (Мозговой, 2005а). Вокруг местообитаний особей, входящих в хорологическое ядро популяции, необходимо сохранять устойчивые экосистемы, составляющие экологический каркас (Noss, 1992; Елизаров, 1998; Волго-Уральская …, 1999; Рощевский, 2001; Бузмаков, Костарев, 2009 и др.). Под ним понимается совокупность территорий «с щадящими видами природопользования, геосистемы которых выполняют средоформирующие функции» (Евсеев, Красовская, 2012, с. 150).

Неоднократно высказывалось мнение о том, что грамотный мониторинг среды обитания животных способен нивелировать губительное воздействие антропогенного фактора (Дорст, 1968; Безель и др., 1993; Павлов, 2000; Большаков и др., 2001; Мамонтов, 2009; Пономарев, Малышев, 2012; O'Mahony et al., 2012 и др.). «Нет таких зверей, которые органически бы чуждались

человека, если он не нарушает минимума нужных им условий и не преследует их» (Раевский, 1948, с. 202). Теоретической основой контроля и управления зооценозами в условиях повсеместной антропогенной трансформации природы должен стать «мультидисциплинарный подход» (Рожнов, 2012, с. 177), применение достижений психофизиологии и этологии, знаний о регуляторных механизмах адаптивного поведения (Klopfer, 1973; Behavioral …, 1984, 1985; Burkhardt, 1990; Krebs, 2001; Рожнов, 2005; Giuggioli, Bartumeus, 2010; Alcock, 2013 и др.).

Понятие цели в «поведении» сложных систем традиционно считается сложно формализуемым понятием (Месарович, Такахара, 1978; Гринченко, 2014 и др.). Целью отдельной особи принято считать ее выживание, то есть сохранение гомеостаза в границах управляемых параметров и продление времени жизни (Ashby, 1956; Шамис, 2010 и др.). При рассмотрении воспроса о наличии цели в системах надорганизменного уровня, мнения экологов расходятся (May, 1973; Семевский, Семенов, 1982; Ильичев, 2009 и др.).

Если считать целью системы противодействие хаосу, осуществляемое в соответствии с естественнонаучными законами, то любая живая система, понимаемая в виде динамической целостности, противостоящей хаосу, имеет такую цель: сохранение структурной устойчивости (Smale, 1967; Берг, 1977; Любищев, 1995, 2006 и др.). Целью популяции как системы можно считать и достижение эффективного самоуправления и управляемости на основе использования эволюционно устойчивых стратегий (Ляпунов, Стебаев, 1964; Ляпунов, 1980; Новосельцев, 1989; Ильичев, 2009 и др.).

Эффективность функционирования систем (а популяции являются системами) связывается некоторыми современными исследователями с наиболее выгодным использованием энергии, достигнутым в результате более эффективного обмена с системой более высокого уровня (Гринченко, 2006 и др.). Также целью функционирования биосистем иногда полагается достижение такого уровня организации, который способен обеспечить максимальную эффективность использования ресурсов (Флейшман, 1982 и др.). «Целью системы… можно считать ее стремление достигнуть наилучшего для себя состояния, определяемого выгодным обменом [с внешней средой – Э. В.]» (Флейшман, 1982, с. 43).

С. С. Шварц считал целью процессов, происходящих в популяциях (таких, как динамика численности, изменение генетической структуры популяции и др.), – повышение эффективности функционирования популяций и жизнеспособности в целом (Шварц, 1967, с. 7). <…> Изменение структуры популяции ведет к повышению использования популяцией вида ресурсов биоценоза и, в целом, – к более эффективному распределению и превращению энергии в общей экологической системе» (Шварц, 1967, с. 7 – 9). Эти идеи получили развитие в некоторых современных работах: «Адаптация биосистем к

условиям среды заключается в оптимизации разнообразия на обоих уровнях [фенотипического разнообразия и разнообразия видов в ценозе – Э. В.] в ходе их взаимодействия. Критерии оптимизации верхнего и нижнего уровней соответствуют максимальной эффективности использования ресурсов биосистемами» (Букварева, Алещенко, 2009, с. 45).

Автор этой монографии, также, как и большинство отечественных экологов (Свирижев, Логофет, 1978; Полуэктов и др., 1980; Пасеков, 1988; Фурсова, Левич, 2002; Гринченко, 2006 и др.), не разделяет идеи телеологического учения о заранее назначенной целесообразности живых систем. Если биологические системы и имеют цели, то эти цели не назначаются извне, а формируются внутри системы в процессе ее функционирования (Гринченко, 2014 и др.). В этой связи полагаются не естественными, а навязанными исследователями такие «цели» популяции, как повышение ее продуктивности, рост численности особей, максимизация использования выигрышных стратегий (Цетлин, 1963, 1969; Ханин и др., 1978; Smith, 1982, 2000 и др.), хотя для сохранения своей жизнеспособности особи и популяции в некоторых случаях должны ситуативно «решать» именно такие задачи. Подобная точка была высказана В. Г. Ильичевым (2009) и разделяется автором монографии.

Таким образом, в современной экологии существуют различные точки зрения на наличие или отсутствие цели в популяционных системах и важность высокой эффективности функционирования для сохранения жизнеспособности популяций. Остается дискуссионным представление о связи устойчивости экосистем со степенью их сложности (Ляпунов, 1980; Ильичев, 2009 и др.). Некоторые экологи сходятся во мнении, что популяции, для повышения жизнеспособности, должны иметь возможность функционирования в соответствии с эволюционно устойчивыми (стабильными) стратегиями (Smith, 1982; Фогель и др., 1969; Семевский, Семенов, 1982; Рубин и др., 1987; Пасеков, 1988; Ильичев, 2009 и др.).

Управление функционированием системы неразрывно связано с получением и использованием внешней информации (Винер, 1968 и др.). Информационный подход к исследованию популяций и зооценозов направлен на выявление закономерностей их устойчивого функционирования.

4.1. Влияние одичавших собак на активность обыкновенной лисицы в пригородном лесу

Актуальность регуляции численности лисицы обыкновенной в окрестностях населенных пунктов. Изменение маршрута перемещений лисицы по кормовому участку после появления на территории стаи одичавших собак. Адаптивные особенности поведения и экологии лисицы в

среде, характеризующейся повышенной опасностью. Межвидовые отношения лисицы обыкновенной и собаки домашней

Исследованы некоторые эколого-этологические особенности лисицы обыкновенной, сопровождающие их существование на одной территории с одичавшими собаками (*Canis lupus* L., 1758 или, по иной номенклатуре, *Canis familiaris* L., 1758)[72]. Животные населяли пригороды Самары. Наблюдения проводились в позднеосенние, зимние и ранневесенние периоды 1993–2008 гг. методом троплений (с учетом форм активности, поведенческих реакций и воспринятых животными классов объектов среды обитания) (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой и др., 1998; Владимирова, 2011г; Владимирова, Морозов, 2014).

Актуальность исследований возможности млекопитающих адаптироваться к среде, измененной действием антропогенного фактора, не вызывает сомнений (Большаков, Корытин, 2012 и др.). Оцениваются пределы толерантности вида к антропогенной нагрузке и дается характеристика его пластичности (Корытин, 1986; Матюшкин, 2005 и др.). Исследования подобного рода служат задачам сохранения биологического разнообразия, – как на популяционном уровне (фенотипическое разнообразие), так и на зооценотическом (видовое) (Hubbell, 2005; Букварева, Алещенко, 2009; Дмитриев, Синичкин, 2012; Владимирова, 2012а и др.).

Принято считать, что «на одной и той же общей територии не может быть двух видов, которые долго бы занимали совершенно идентичную экологическую нишу» (Гринелл, 1917, цит. по: Одум, 1975, с. 304). Моделирование феномена биологического разнообразия показало, что «…оптимальные значения разнообразия возникают как на популяционном, так и на ценотическом уровнях. Они зависят от параметров модельных популяций и от характеристик среды – степени стабильности и интенсивности потока ресурсов. Природные сообщества, существующие в «богатых» и стабильных средах, должны состоять из большого числа видов при низком уровне внутрипопуляционного разнообразия, в «бедных» нестабильных средах – из малого числа видов с высоким внутрипопуляционным разнообразием» (Букварева, Алещенко, 2009, с. 46).

Лисица обыкновенная и собака домашняя, широко распространенные виды семейства Canidae, обладают относительно идентичными морфологическими и экологическими признаками (Беляев, Трут, 1964 и др.). Психофизиологические возможности лисицы обыкновенной и одичавшей формы домашней собаки также практически идентичны, но собака обладает преимуществами стайного

---

[72] Некоторые авторы исключают из номенклатуры домашние формы, обозначая их по дикому предку (Гептнер и др., 1967; Schleidt, Shalter, 2003 и др.). При этом домашняя собака именуется *Canis lupus* Linnaeus, 1758.

существования (Майнарди, 1980; Артемова, Владимирова, 2007 и др.). Способность обыкновенных лисиц и одичавших домашних собак использовать корма антропогенного происхождения, а также терпимость к действию фактора беспокойства, позволяет, соотносительно с требованиями животных этих видов, считать пригородную среду обитания «богатой» и отностительно стабильной (Tinbergen, 1972; Harris, 1981a, 1981b, 1984; Harris, Rayner, 1986; Robertson et al., 2000 и др.). (Для других, не антропотолерантных видов животных, пригородная среда выше указанными признаками не обладает (Захаров, 2005 и др.).

Основными факторами, ограничивающими жизнеспособность популяций хищных млекопитающих, являются трофические возмножности среды обитания и уровень ее безопасности (Харченко, 1999б; Terborgh, Estes, 2010 и др.). В целом, пригороды характеризуются наличием кормов антропогенного происхождения, дислоцированных в постоянных местах, а также относительно высокой степенью риска, исходящей, главным образом, от браконьеров и транспортных средств, под колесами которых гибнут животные (Клауснитцер, 1990; Doncaster et al., 1990; Артемова, Владимирова, 2007; Владимирова, 2009 г. и др.).

Среди представителей «своего» трофического уровня, антропотолерантная лисица обыкновенная отличается сложной психической деятельностью и способна хорошо дифференцировать опасность, исходящую из урбанизированной среды обитания (Владимирова, 2004а). Бездомные собаки выступают «экологическими эквивалентами» (Hubbel, 2005) лисиц обыкновенных по признакам, указанным выше (Coman et al., 1991; Chautan et al., 1998; Bontadina et al., 2001; Vos, Wensel, 2001; Gese, 2004; Selva et al., 2005 и др.). Разделение ниш (при избытке антропогенных кормов), по-видимому, достигается различным отношением лисицы обыкновенной и собаки домашней к фактору беспокойства антропогенного происхождения. При условии интенсивного «выпадения» представителей тревожных фенотипов из пригородных популяций хищных млекопитающих (Мозговой, 1976; Григорьян, Мержанова, 2008), можно предположить относительно успешное сосуществование собак и лисиц в городских пригородах, что подтверждается эмпирически (Майнарди, 1980; Владимирова, 2004а и др.).

Актуальность сохранения естественного биоразнообразия фауны хищных млекопитающих усиливается при повышении в пригородах численности одичавших собак и кошек (Артемова, Владимирова, 2007), а также при росте численности обыкновенной лисицы (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012м), хорошо адаптированной к урбанизированной среде (Корытин, 1979; Большаков, Корытин, 2012 и др.). Практический интерес к особенностям жизнедеятельности этих хищников вызван тем, что неизбежные контакты собак с лисицами приводят к внедрению зоонозных инфекций в среду обитания

людей. Повсеместно наблюдаемое в последние десятилетия повышение численности лисиц вокруг населенных пунктов ухудшает санитарно-эпидемиологическую обстановку (Doncaster et al., 1990; Chautan, Artois, 1998; Robertson et al., 2000; Склюев, Владимирова, 2009 и др.). Регулярное посещение бродячими собаками мест обитания лисиц (и барсуков) «приближает» к популяции людей природноочаговые инфекции, в том числе, бешенство (фото 1) (Владимирова, Мозговой, 2007). Знания из области экологии и поведения лисиц, обитающих в окрестностях городов, помогут решить эту проблему (Coman et al., 1991).

Природным хозяином вируса бешенства на территории Самарской области является обыкновенная лисица. Одичавшие собаки меньше других видов хищных млекопитающих опасаются людей. Вероятность привнесения эпизоотического процесса к людям повышается при регулярных контактах лисиц и одичавших собак (Владимирова, Шуйская, 2009), что особенно актуально при высокой степени спонтанной зараженности лисиц, характерной для Самарской области (Экологический…, 2006). Помимо вирусной инфекции, лисицы и собаки поражаются эхинококком, представляющим высокую инвазийную опасность (Полещук, 2005). Проблемы обостряются при вытаптывании травянистой растительности, приводящем к формированию обнаженного пыльного грунта, причем подобная деградация характерна и для современных городских территорий, и для зоны рекреации (Абрамова, 2005; Владимирова, 2011з и др.).

Лисица обыкновенная, в отличие от полудикой экологической формы собаки домашней, ведет одиночный образ жизни, за исключением периода выведения молодняка и относительно короткого периода совместной активности половых партнеров во время гона. Используя антропоморфную метафору, можно сказать, что каждой отдельно взятой особи лисицы обыкновенной, в отличие от особи собаки домашней, приходится полагаться на возможности индивидуальной адаптации. Выживанию способствуют и длительно действующие объекты биологического сигнального поля (Наумов, 1977), инициирующие подражательные реакции (Владимирова, Мозговой, 2007б). Лисица, в отличие от других видов диких млекопитающих, научилась дифференцировать опасность, исходящую от людей и их деятельности (Чиркова, 1967; Корытин, 1986 и др.). В определенной мере это объясняет высокий уровень адаптации лисицы к обитанию в среде, значительно трансформированной воздействием человека (Владимирова, 2004в).

Материал собирался автором в окрестностях г. Самары с 1993 года, но основная часть полевого материала, использованного для анализа, была получена в 1998–2011 годах. Исследование проводилось в пределах рекреационной территории, лежащей к северу от промышленных и жилых кварталов Приволжского микрорайона г. Самары, а также в пойменном

правобережье р. Волги (Рождественская пойма), простирающемся в низменной лесистой местности, локализованной напротив г. Самары (табл. 9, рис. 11). В период исследования антропогенная нагрузка на среду обитания животных возрастала на обеих территориях. Проанализированы следующие данные: 1) двенадцать троплений следов стай одичавших собак; 2) более тридцати троплений следов отдельных особей собак, 3) более пятидесяти троплений следов обыкновенной лисицы, при которых по следам наблюдались контакты лисиц со следами жизнедеятельности собак.

Судя по следам, в популяции обыкновенной лисицы, населявшей исследованную территорию, доля самцов в годы наблюдения в полтора раза превышала долю самок. (Определение пола проводилось по признакам мечения мочой и особенностям перемещений). Вытропленная дистанция наследа одной особи лисицы обычно составляла 3 – 5 *км* (до 7 *км*).

Выявлен ряд особенностей использования лисицей и одичавшими собаками ресурсов пригородной среды. Лисицы, обитающие в северной рекреационной дубраве г. Самары, обычно перемещаются от одного кормового участка к другому по границе леса (50 – 80 % всех обнаруженных следов). Остальные следы лисиц, осуществлявших все формы поведенческой активности[73], характерные для снежного периода года, были локализованы

---

[73] Основными признаками кормового поиска, как функциональной формы поведенческой активности, для экологической группы хищных млекопитающих-родентофагов, к которой относится лисица обыкновенная, являются следующие обстоятельства: 1) активность в биотопах, богатых кормовыми ресурсами; 2) короткие векторы локомоции, идущие от одной микростации обитания полевок и мышей к другой; 3) ход «челноком», извилистая дорожка следов без видимого объекта ориентации; 4) следы настораживания при подходе к локусу с грызуном (грызунами), следы прыжков, покопки, иногда – на глубину до грунта.

На переход особи к другому кормовому участку указывают: 1) продолжительные (до нескольких десятков метров) прямолинейные векторы передвижения, ориентированные хорошо заметными объектами микрорельефа и растительности; 2) переходы с использованием защитных свойств местности: по понижениям рельефа, вдоль границ кустарника.

Обход индивидуального участка характеризуется следующими признаками: 1) относительно длинные локомоторные векторы, свойственные территориальному поведению, но локализованные, при этом, на кормовом участке или вдоль его границ, прямолинейные переходы по постоянным маршрутам внутри кормового участка; 2) локомоция по кормовому участку без следов поиска мышевидных, то есть без исследовательских реакций и покопок; 3) повышенное число реакций мечения; 4) не кормовая активность на индивидуальном участке после снегопада.

На уход от опасности указывают следы передвижения быстрыми аллюрами – рысью (что характерно для обыкновенной лисицы), следы передвижения широкой двухчеткой, трехчеткой и четырехчеткой по грунту, ход по деревьям (что характерно для лесной куницы). Обычно уход от опасности, как функциональная форма поведенческой активности, начинается с момента контакта наблюдаемой особи с объектом, восприятие которого инициировало бегство (следы собак, новые или неожиданные для зверей следы деятельности людей).

следующим образом (в порядке снижения частоты встречаемости): 1) грунтовые дороги и тропы людей; 2) заборы, воздвигнутые вдоль окраин поселков и летних лагерей; 3) склоны оврагов; 4) участки, расположенные в глубине леса; 5) участки, лежащие между строениями летних поселков, пустовавших зимой.

В селитебных территориях, населеных собаками, регулярно получающими корм от людей, лисицы обычно прокладывают свои маршруты таким обазом, чтобы иметь возможность наблюдать за происходящим с возвышений. Кроме того, лисицы проявляют активность, передвигаясь вдоль завалов бытового хлама, зарослей кустарника, штабелей дров, заборов, стен зданий, а также понижений рельефа и канав. Если в поселке (или летнем лагере) обитают собаки, лисицы ориентируют активность в стороне, противоположной участкам активности собак, особенно – местам их кормежки. При перемещениях лисиц по поселку, число заходов на возвышения возрастает в 2 – 4 раза, в сравнении с активностью, проявляемой в естественных биотопах. Лисицы чаще обычного заходят на поваленные деревья, муравьиные кучи, возвышения рельефа (фото 42).

После обильных снегопадов следы лисиц появлялись в биотопах на 2 – 3 сутки. При этом лисицы, как правило, обходили свои участки быстрым аллюром, совершая более протяженные, чем обычно, маршруты (лисицы восстанавливали в привычных местах следовые дорожки – длительно функционирующие элементы биологического сигнального поля (Наумов и др., 1981). В отличие от многих следовых дорожек одиночных собак, все перемещения лисиц были ориентированы объектами растительности и микрорельефа. Векторы прямолинейных перемещений лисиц не были длиннее 15 – 30 *м*, в то время как собаки иногда проходили по прямой до 100 – 200 *м* без каких-либо видимых объектов ориентации.

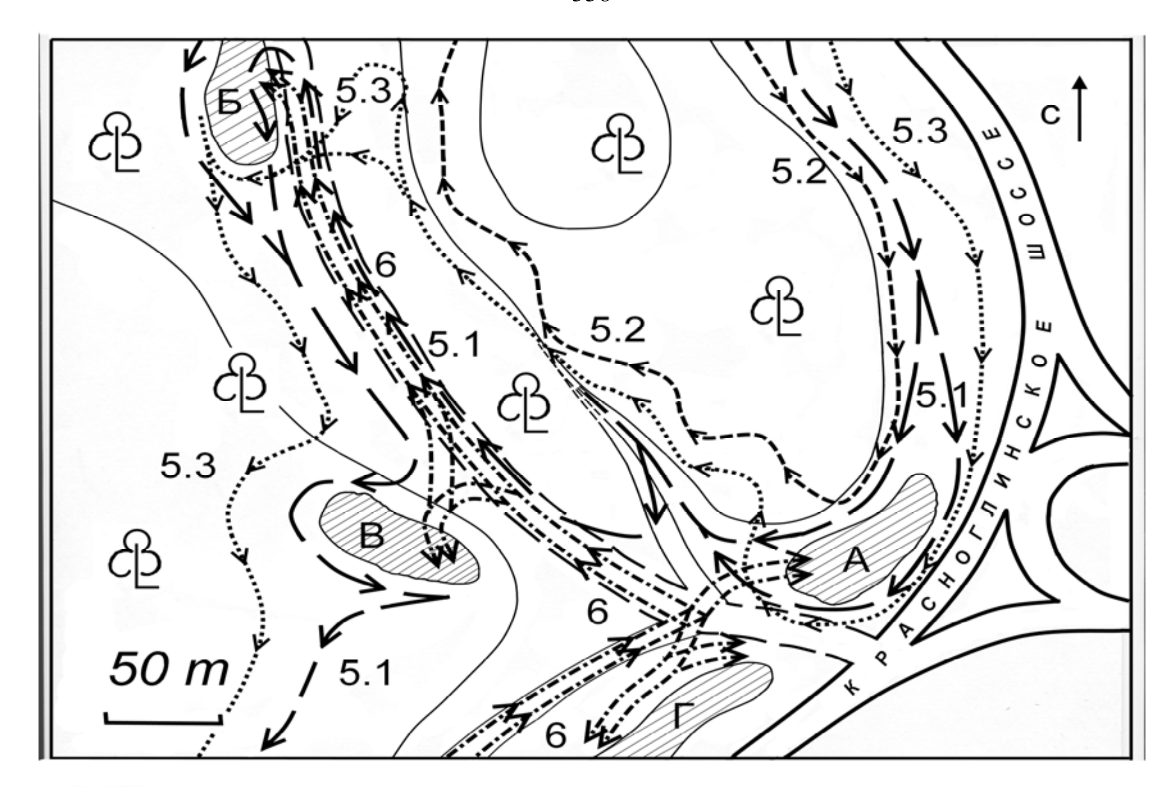
После появления на территориях исследования свалок мусора, начиная с 1998 – 2002 гг., маршруты лисиц стали ориентироваться от одной свалки мусора к другой. Перемещаясь между этими объектами, лисицы по-прежнему придерживались своих привычных троп. Собаки, обитающие на территориях людских построек, основную активность проявляли в пределах поселков и лагерей. За их пределами можно было наблюдать следы одиночных особей, ведущие в прямом и обратном направлении по одному и тому же маршруту.

В 2007 г. функционирование летних лагерей школьников прекратилось. После этого каждую зиму на участке Студеного оврага стали проявлять активность как минимум две стаи одичавших собак, не имевшие постоянных источников питания и регулярно посещавшие свалки мусора (рис. 26, условное обзначение обычных маршрутов перемещений стаи собак – двойные стрелки 6).

У них появились признаки поведения, не характерные для собак, территориально «привязанных» к людским постройкам и получающим корм от людей: собравшись в стаи из 3 – 5 особей, собаки стали перемещаться на расстояние до 2 – 3 *км* по дорогам, тропинкам и пересеченной местности. До этого собаки ходили стаями только по дорогам и тропинкам, причем стая, как правило, не удалялась на расстояние более 50 *м* от границы контролируемой ею территории. За пределами построек (и полосы окраины, проходящей по периметру построек) следы одиночных особей собаки домашней практически перестали встречаться.

Стайные одичавшие собаки стали регулярно обходить территорию по одним и тем же маршрутам, проложенным как вдоль грунтовых дорог, так и по целине. Эти обходы сопровождались мечением маршрута перемещений собачьим пометом. Каждая стая оказалась территориально привязана к «своей» территории, расстояние между границами которых составляло от 0.9 до 2.5 *км*. Сразу после появления стаи одичавших собак на территории активности лисиц в северной рекреации г. Самары, к северу от Студеного оврага (это произошло в 2007 г.), лисицы отказались от перемещений по своим обычным маршрутам (рис. 26). Через год-два лисицы стали ходить поблизости от мест прежних троп, но с осторожностью. Ситуация оказалась типичной для самарских окрестностей (возможно, и для окраин других городов), и есть смысл рассмотреть ее подробнее.

Изменения маршрутов лисиц за пятилетний период показаны на рисунке (рис. 26). После формирования стаи, одичавшие собаки начали контролировать свалки мусора, обозначенные литерами *А* и *Б*, приходя по грунтовой дороге на данную кормовую территорию с южной стороны. До этого, с 1993 по 2007 гг., места мусорных свалок *А* и *Б* посещались лисицами по ходу локомоции, ориентированной по границе леса (при общем передвижении по этой территории с севера на юг, полукругом, в обход холма). Обычно лисицы возвращались на северный кормовой участок по своему прямому маршруту, либо использовали для этого другой маршрут (не указанный на рисунке), лежащий западнее, ближе к руслу р. Волги, за пределами местности, обозначенной на карте.



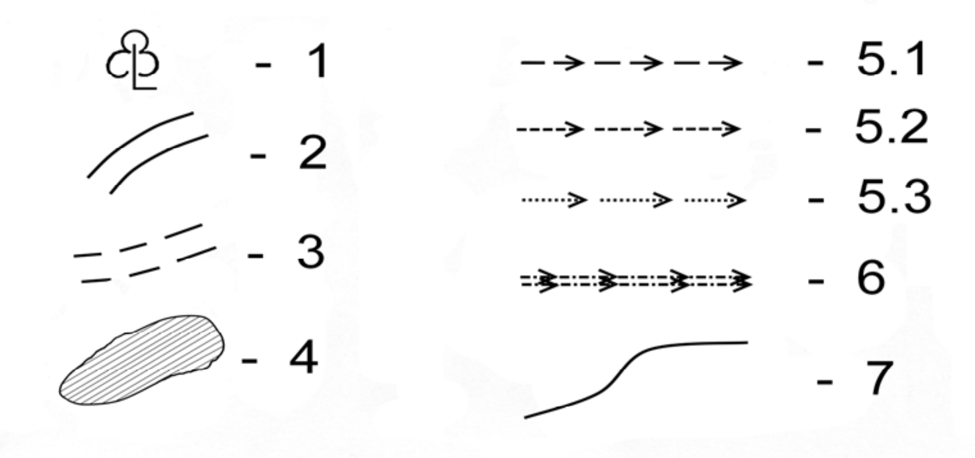


Рис. 26. Изменение обычного маршрута перемещений лисиц по кормовому участку после появления на данной территории стаи одичавших собак. Пригородная рекреация г. Самары, расположенная в 1.8 *км* севернее Студеного оврага. Обозначено: *1* – дубрава; *2* – автотрасса; *3* – грунтовая дорога, проложенная вдоль просеки в дубраве; *4* – свалки мусора; *5* – тропы лисиц, используемые в 1993 – 2011 гг.: 5_1 – маршрут перемещений лисиц в 1993 – 2007 гг., до появления стаи одичавших собак; 5_2 – маршрут 2007– 2008 гг., 5_3 – маршрут 2010 – 2011 гг.; *6* – тропа стаи собак (от 3 до 6 особей), проложенная по грунтовой дороге на просеке в начале зимы 2007 г.; *7* – горизонтали рельефа

После 2007 г. территориальное поведение лисиц изменилось. Лисицы стали ходить по крутому высокому склону холма, так, что территория активности собак оставалась внизу. По следам, оставленным лисицами, было видно, что перемещения собак визуально ими контролировались. Возможность

внезапного нападения стаи одичавших собак на лисиц, галопом вверх по крутому склону, была при этом сведена к минимуму. На рисунке (рис. 26) можно видеть, что появление стаи одичавших собак привело к значительному сокращению продолжительности обычных маршрутов лисиц, которые стали перемещаться не по просеке, а по лесу, выше по склону, не пересекая при этом следы собак.

В течение 2007 – 2011 гг. на территории исследования появились еще две мусорные свалки, обозначенные на рисунке буквами *В* и *Г* (рис. 26). По-видимому, новые мусорные свалки сильно привлекали лисиц, так как они совершали на них изредка попытки захода, но эти свалки «контролировались» собаками, посещавшими их ежедневно или через один – два дня (судя по следам на снегу). Сам факт появления стаи собак на территории перехода лисиц от одного кормового участка к другому перестал быть для них новым. Известно, что лисицы не столько реагируют на саму антропогенную трансформацию среды обитания, к которой привыкают, сколько на резкий градиент уровня трансформации. Их пугают новые объекты, возникшие в привычных микростациях. Со временем эти новые антропогенные объекты перестают быть актуальными факторами беспокойства лисиц, и лисицы свободно или с осторожностью перемещаются поблизости. По видимому, уровень осторожности поведения является индивидуально-типологическим признаком функционирования высшей нервной деятельности особи, запрограммированным генетически (Павлов И. П., 1951, 2000; Эрман, Парсонс, 1984; Григорьян, Мержанова, 2008 и др.)

Через 3 – 4 года после появления стаи одичавших собак, лисицы привыкли к постоянному присутствию их следов на своей бывшей территории и расширили свои перемещения (по возможности, избегая контактов со следами жизнедеятельности собак) (рис. 26). По-видимому, в сохранении разными лисицами маршрутов обычных перемещений, характерных для предыдущих поколений, значительную роль играли ольфакторные сигналы длительно действующих элементов биологического сигнального поля (Наумов, 1977в; Наумов и др., 1981). Об этом свидетельствует факт маркировок лисицами одних и тех же объектов в течение длительного времени (1993 – 2011 гг.). (Для мечения мочой лисицы выбирают объекты микроландшафта и растительности). Одичавшие собаки, кроме того, активно маркируют развилки, повороты и обочины при перемещениях по дорогам и тропам. В целом, по мере нарастания антропогенной трансформации территории, маршруты перемещений лисиц все более ориентировались от одной свалки мусора к другой. В использовании мусорных свалок лисицами наблюдалась дифференцировка пространства (как когнитивный элемент психической деятельности) – свалки обследовались с той стороны, где в данный момент свежих следов стаи одичавших собак не наблюдалось.

В качестве примера поведенческой активности зверей, населяющих пригороды Самары, ниже приводятся материалы тропления, проведенного на территории рекреационной левобережной дубравы, вблизи Студеного оврага (табл. 9, рис. 11). В качестве основной была поставлена задача исследования следов лесных куниц, но случайно были встречены следы стаи одичавших собак, ранее не характерные для этой местности. Протокол отражает некоторые специфические условия сбора полевого материала по следовой активности хищных млекопитающих при их обитании в антропогенных условиях пригородного леса.

«11 января 2007 года. 12 ч. 30 мин. Погодные условия: оттепель, продолжающаяся в течение недели. В последние двое суток температура воздуха ночью – выше, чем днем. Температура около +1° С, пасмурно, туман, безветренно. Глубина снега – 31 *см*. Снег из-за оттепели сел и уплотнился.

Места тропления: Пойменная часть Заволжья. Волжский р-н Самарской области. Дубрава, произрастающая в северной загородной рекреации г. Самары, окрестности Сорокина хутора, лежащие к северу от Студеного оврага. Тропление проводится по направлению к пос. Красная Глинка.

Рельеф: изрезанная эрозией надпойменная терраса р. Волги. Множество овражков и балок, в том числе, многочисленные отроги оврага. Средний и высокий уровень антропогенного воздействия на природу, местами отмечено интенсивное влияние факторов урбанизации.

Фитоценоз: дубрава порослевого происхождения с примесью клена остролистного, вязов, осины, черемухи и липы. Кустарниковый ярус представлен кленом американским, бересклетом, лещиной, жостером. Лесопокрытость местности – около 85 %. Травостой составлен из типичных дубравных ценоэлементов с примесью сорных трав, произрастающих по обочинам лесных дорог и тропинок. В целом, состояние дубравы удовлетворительное, но вдоль дорог имеются отдельные деревья с усохшими кронами.

Маршрут наблюдения проходит по лесной дороге.

Пройдено: от шоссейной автотрассы республиканского значения, с непрерывным потоком автомашин, на запад, по направлению к р. Волге, от ворот пионерлагеря «Звездочка», по лесной дороге – 1 *км* 400 *м*. (На обочине дороги через каждые 500 *м* стоят указатели расстояния).

Встречено:

1. При передвижении вдоль основного маршрута, по обочине лесной дороги, в 100 – 150 *м* от начала маршрута встречены дважды свежие следы полевки и один раз – полевой мыши.

2. По обе стороны дороги, в 250 *м* от начала маршрута, по колеям обнаружены следы собак. Их оставила стая одичавших собак, состоящая из трех особей: самцы (крупный и размером помельче), и самка, находящаяся в

эструсе. Крупный самец передвигается за самкой. По другой колее дороги идут следы второго самца. По следам можно наблюдать агрессивное взаимодействие между самцами. Собаки не дошли до лагеря «Звездочка» около 80 *м*, (возможно, они учуяли запах местных собак, обитающих на территории пионерлагеря), свернули обратно в сторону р. Волги и затем ушли по одной из развилок дороги, идущей в юго-западном направлении, находящейся на расстоянии около 1 *км* 100 *м* от начала маршрута. По обочинам дороги были неоднократно обнаружены старые следы собак, которые заходили в лес с обочины дороги на расстояние 10 – 20 *м* и вновь возвращались на дорогу. Вероятно, это были ранее оставленные следы этой же стаи.

3. На расстоянии 800 *м* и 950 *м* соответственно от начала маршрута обнаружены индивидуальные участки двух белок *(Sciurus vulgaris)*. Следовые дорожки двух разных особей пересекают дорогу, располагаясь, одна цепочка следов от другой, на расстоянии около 150 *м.* Следы одной особи белки достоверно крупнее, чем следы другой. Первая встреченная особь белки, судя по следам, один раз перешла дорогу по направлению на юг, другая – дважды переходила через дорогу. Ее следы ориентированы в ту и другую сторону, причем второй раз следы более широко расставленных задних лапок свидетельствуют о том, что белка успешно покормилась, ориентируя свою кормовую активность вдоль просеки, идущей по склону вниз, на юг, приблизительно под прямым углом к дороге.

4. На расстоянии 1 *км* на запад от крупной автотрассы встречены следы кабана (*Sus scrofa*), приблизительно недельной давности. Прыжками по 2.5 – 3 *м* зверь уходил по склону со стороны дороги на юг, в сторону понижения оврага.

5. В предыдущие годы эту дорогу в декабре – январе неоднократно пересекали свежие и старые следы лисицы обыкновенной и двух особей лесной куницы, самца и самки, но в прошлые годы здесь не было встречено следов полудиких собак. Обнаружены старые следы лисицы (по-видимому, оставленные около четырех суток тому назад), в 1 *км* 300 *м* на запад от шоссейной автотрассы (т. е., от начала маршрута). Следы располагались приблизительно в 200 *м* севернее грунтовой лесной дороги, выше нее по склону оврага. Возможно, лисица учуяла полудиких собак и сторонилась их, не выходя на дорогу и ориентируя свои передвижения в угодьях, расположенных выше над дорогой. Здесь же, в районе расположения старых следов лисицы, за 600 *м* маршрута по бездорожью, по склону, идущему выше дороги, встречены трижды следы полевок.

6. На расстоянии 1 *км* 400 *м* от начала маршрута обнаружены следы лесной куницы, пересекающие дорогу».

Далее в полевом дневнике идет запись детального тропления взрослой самки лесной куницы. (В целом, на маршруте по розыску следов лесной

куницы в этот раз было встречено значительно меньше следов диких животных, чем в прошлые годы. За 2.5 часа наблюдений всего один раз было отмечено пение синицы. Возможно, низкая активность животных была связана с аномальной оттепелью, и обусловлена пасмурной погодой, сохранявшейся больше двух недель. Через три дня пошел дождь, что нетипично для Среднего Поволжья в январе, а в последующие трое суток температура держалась около + 2 ° С, и снег на возвышенных участках растаял до почвы. Конец записи тропления.

В последующие годы данная местность постоянно исследовалась на предмет активности одичавших собак и лисиц. За исключением зимы 2010 – 2011 г., бедной на корма, общая тенденция, показанная на рис. 26, сохранилась. Зимой 2010 – 2011 гг., наступившей после крайне засушливого и жаркого лета, мышевидных грызунов и следов родентофагов было заметно меньше обычного.

По сравнению с одичавшими собаками, поведение обыкновенных лисиц отличается большей осторожностью. При переходах лисицы оставляют меньшее количество отпечатков, точно помещая задние лапы в снеговые ямки, образованные следами передних, что для собак не характерно.

За все годы исследования (1993 – 2014 гг.) в естественных биотопах правобережной Рождественской поймы (рис. 11, табл. 9) следов стай одичавших собак не наблюдалось, что связывается с преимущественным обитанием собак на «своих» территориях сел Рождествено и Выползово, а также на территориях турбаз, локализованных, главным образом, на берегу р. Волги. На обеих территориях, левобережной и правобережной, следы лисиц чаще встречались по лесолуговым экотонам и закустаренным лугам, просекам в лесу и границам оврагов (Владимирова, 2012м), как это следует из экологического «правила экотона» (Краснощеков, Розенберг, 2002 и др.),

Отношение лисиц обыкновенных к следам других особей своего вида и к следам одичавших собак существенно отличалось. Столкнувшись при переходах со свежими следами стаи собак, лисицы всегда проявляли реакции «стрессового» характера: проявляли экскреторные реакции, демонстрировали незавершенные попытки перемещений в разных направлениях, уходили быстрым аллюром. Отношение лисиц к следам одиночных особей собак варьировало: можно было наблюдать подражательные реакции, мечение, реакции пассивной обороны (бегство в противоположном направлении).

Относительно сосуществования одичавшей собаки домашней и обыкновенной лисицы на одной территории, а также адаптивных особенностях их поведения, можно сделать следующие выводы. Обычно лисицы проявляют активность в стороне, противоположной месту активности одичавших и домашних собак, ориентируясь, по всей видимости, на их голосовые реакции. Одичавшие стайные собаки, одиночные собаки, сопровождающие людей, отдыхающих в рекреационной зоне, а также собаки охотников, всегда

вызывают у лисиц, при встрече с ними или их свежими следами, пассивный уход от опасности. В пригородной среде обитания одичавшие собаки приобретают некоторые особенности адаптивного поведения, свойственные диким животным (такие, как экономия усилий при передвижении, ориентация векторов перемещений по внешним объектам, восстановление следов сигнального поля после снегопада). Лисицы, населяющие пригороды, шире проявляют видоспецифический адаптивный потенциал эврибионтности (Doncaster et al., 1990; Владимирова, 2004а и др.).

Для снижения вероятности контакта лисиц обыкновенных с одичавшими собаками домашними среду обитания лисиц, в соответствии с характеристиками экологического оптимума вида, необходимо приблизить к естественному состоянию[74]. Что касается численности одичавших собак, обитающих в пригородной зоне, то обычно она снижается в результате проведения специализированных мероприятий (таких, как ликвидация свалок мусора, повышение ответственности людей при содержании дворовых собак, отлов одичавших животных и т. д.).

4.2. Влияние антропогенной информации на поведение обыкновенной лисицы

Активирующее влияние на лисиц объектов антропогенного происхождения. Повышение числа ориентировочных, исследовательских и подражательных реакций, стимуляция дневной активности, изменение конфигурации индивидуальных участков

1. Адаптивные особенности лисицы обыкновенной, обитающей в Рождественской пойме, подверженной антропогенной трансформации. Первоочередное внимание было направлено на выявление приспособительных особенностей лисицы обыкновенной к обитанию в среде, трансформированной деятельностью людей. За годы исследования антропогенная трансформация местообитаний лисицы значительно возросла. До 1993 г., начала активного строительства туристических баз в волжском правобережье (рис. 11), общий уровень антропогенной трансформации среды обитания лисиц мог быть условно оценен как средний, местами низкий, а после 1993 г. – средний, местами высокий. С середины 1990-х гг., как минимум, на четверть сократилась площадь пойменного леса, увеличилось количество кострищ, дорог, заборов, следов сельскохозяйственной техники, была построена ЛЭП. Появились новые вырубки, свалки мусора, следы снегоходов, образовались собачьи стаи.

---

[74] При этом, как полагают, проявляются видоспецифические эволюционно устойчивые экологические стратегии (Ильичев, 2009 и др.).

Территорию Рождественской поймы р. Волги (рис. 27) площадью около 2600 *га* обследовали не реже двух раз в месяц, с начала января по середину марта. Было проанализировано 460 *км* лисьих следов. Пол лисиц идентифицировали по конфигурации мочевой точки, предположительный возраст (сеголетки или взрослые) – по размерам отпечатков лап и общему характеру поведения. Около 40 % встреченных следов исследовали подробно – проводили детальное тропление и, в ряде случаев, картирование. Для целей данной работы было отобрано 60 записей троплений следов лисиц протяженностью по 2,5 – 4,2 *км.* Сравнивали приспособительные особенности лисиц в периоды умеренной (1982–1993 гг.) и повышенной (1993–2008 гг.) антропогенной «нагрузки» на биотопы.

При троплениях определяли число элементарных двигательных реакций, продуцированных наблюдаемой особью, и число внешних объектов, вызвавших «ответную» реакцию (в пересчете на 1000 *м* следов). Учитывали локомоторные, маркировочные и ориентировочные поведенческие реакции, стереотипы поимки добычи, перемены формы аллюра (рысь, галоп, шаг), повороты, переходы животных в сидячее и лежачее положение, незаконченные попытки передвижения, тергоровые и комфортные реакции, заходы с грунта на валежник, спуски с возвышения на грунт, передвижения по следам конспецификов и гетероспецификов и т. д. Реакции, сопровождающие перемещение особи между кормовыми участками (сопровождающиеся ориентировкой), а также реакции кормового поиска, формировали основную долю общей поведенческой активности.

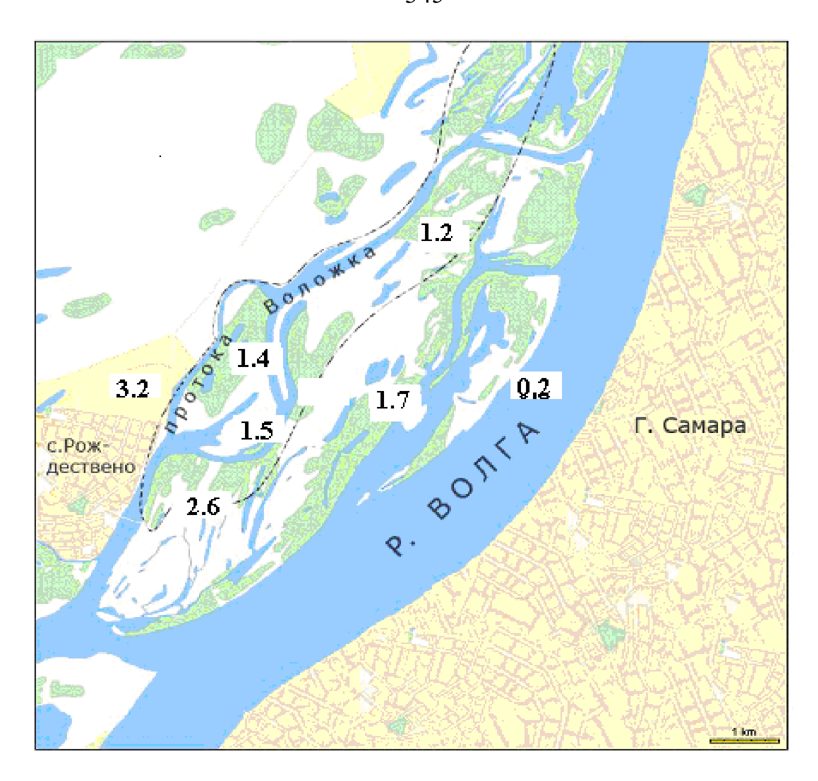


Рис. 27. Локализация района исследования в окрестностях г. Самары. Территория с наименьшим уровнем антропогенной трансформации угодий отмечена пунктиром. Числами обозначена встречаемость следов лисицы обыкновенной на 1 *км* маршрута в конце января – начале февраля (по данным 38 наблюдений, проведенных в 1998 – 2008 гг.). Показано предпочтение лисицами задворков поселка и избегание лесных стаций

На основании проделанной работы были получены следующие данные. Выявлена динамика особенностей поведения обыкновенной лисицы, обитающей в антропогенной среде, в соответствии с ростом рекреационной и техногенной трансформации угодий (табл. 23). В условиях высокой антропогенной нагрузки возрастает общее число элементарных двигательных реакций, продуцированных лисицами, а также число объектов и классов объектов, инициировавших двигательные реакции (табл. 24). Данное явление, затронувшее разные функциональные типы поведения – мышкование, переход от одного кормового участка к другому, переход на отдых, – объясняется следующим образом. В связи с деятельностью людей, среда обитания лисиц стала более разнообразной, насыщенной необычными для лисиц внешними стимулами, одновременно вызывающими и тревогу, и исследовательское поведение. По-видимому, объекты антропогенного происхождения ассоциируются у лисиц и с опасностью, и с возможностью найти корма синантропного происхождения, поэтому животные инициируют сложный комплекс противоположных мотиваций – страха и любопытства. «Конфликт мотиваций», используя терминологию К. Лоренца (Lorenz, 1955), проявляется в поведении лисиц неоднократными приближениями к объекту и уходами от него. Особь может сесть на некотором расстоянии от объекта, головой к объекту. В конечном счете, объекты антропогенной природы,

интересующие лисиц, исследуются с различных сторон, обнюхиваются, маркируются, и если они расположены на открытом пространстве – используются в качестве ориентиров.

Таблица 23

Поведение лисиц в среде, трансформированной действием антропогенного фактора в средней (1982–1992 гг.) и высокой (1993–2008 гг.) степени (по результатам 60 троплений, начало января – середина февраля)

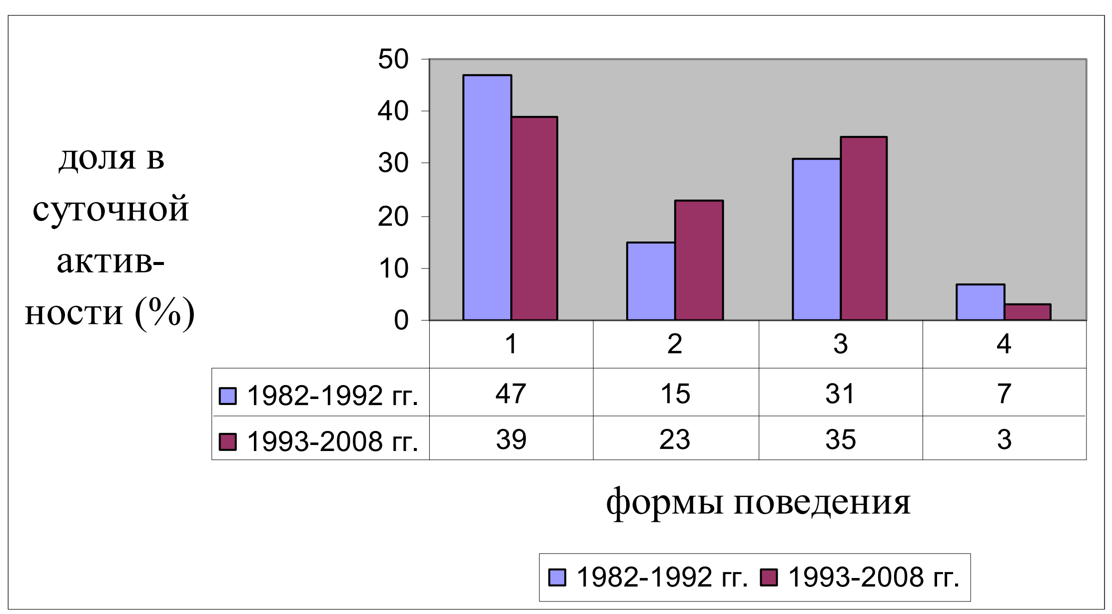
Особенность поведения	Значение показателя *, на 1000 *м* следов		Метод, выявивший достоверные различия
	1982–1992 *n*=30	1993–2008 *n*=30	
Число элементарных двигательных реакций	<u>129</u> 75–419	<u>244</u> 99–478	*Q*-критерий Розенбаума
Число объектов, инициировавших элементарные двигательные реакции	<u>84</u> 36–125	<u>109</u> 49–164	*Q*-критерий Розенбаума
Число ориентировочно-исследовательских реакций	<u>6</u> 4–16	<u>11</u> 5–37	*U*-критерий Манна-Уитни
Число подражательных реакций	<u>5</u> 2–23	<u>13</u> 3–34	*U*-критерий Манна-Уитни

* В числителе – среднее значение показателя, в знаменателе – пределы вариации.

С максимальным количеством элементарных реакций воспринимаются лисицами объекты антропогенного происхождения и пустоты под корнями деревьев, свидетельствующие о возможности добычи пищи. На краю дубравы лисица ориентирует свой жировочный челнок от одного ствола дерева к другому. Прикомлевые дупла создают защитные условия для мышевидных грызунов, заселяющих эти естественные убежища или роющих норы в разветвленных основаниях ствола. По мере роста антропогенной трансформации среды обитания, доля мышевидных грызунов в питании лисиц снижается, в пользу кормов синантропного происхождения и падали. Пищевыми объектами лисиц, в порядке убывания их значимости, являются: мышевидные грызуны (обыкновенная и рыжая полевки, мыши – желтогорлая, полевая, лесная, домашняя), павшие сельскохозяйственные животные и собаки, синантропные корма (на свалках мусора или на задворках жилья), заяц, норка, погибшие копытные, ондатра, птицы.

В среде, трансформированной людьми, структура суточной активности лисиц изменяется: возрастает доля территориальной активности. Число

исследовательских реакций также увеличивается. Активность лисиц повышается, главным образом, за счет интенсификации локомоции (рис. 28). Рост беспокойства проявляется в частом и внешне ничем не обоснованном изменении мотивации, «суетливости» поведения.



	1	2	3	4
1982-1992 гг.	47	15	31	7
1993-2008 гг.	39	23	35	3

Рис. 28. Структура суточной активности обыкновенной лисицы в среде со средним (1982–1992 гг.) и высоким (1993–2008 гг.) уровнем антропогенного воздействия. 1 – кормопоисковая активность; 2 – оринтировочные реакции; 3 – локомоция (переход к другому кормовому участку, обход участка); 4 – прочие формы активности (уход от опасности, ход на отдых, комфортное поведение)

При передвижениях лисицы часто переходят с одного типа аллюра на другой, совершают попытки хода в направлении, противоположном основному, возвращаются по своим следам, изменяют направление локомоции без привязки ориентации к визуальному объекту. Вблизи вновь появившихся объектов они забираются на возвышения, метят, топчутся на месте, садятся, притаиваются. Следы, различимые на снегу, становятся более «четкими», исчезают поволоки, характерные для биотопов с низким уровнем антропогенного фактора.

Таблица 24

Параметры информационно-знакового поля лисиц в антропогенно трансформированных биотопах (окрестности г. Самары, 1992 – 2003 годы) (Владимирова, 2004а)

Показатели*	Характеристика биотопов	
	Пойменный лес в правобережье р. Волги, низкий и средний уровни антропогенной нагрузки	Смешанный лес на территории городской рекреации, район Студеного оврага, средний и высокий уровни антропогенной нагрузки
Число 1000-метровых троплений:	21	21
Величина поля (число классов объектов):		
– среднее значение	33.2	42.8
– медиана	31	41
– пределы вариации	18 – 53	21– 66
– стандартное отклонение	8.6	9.0
– коэффициент вариации	24.7	21.1
Анизотропность поля (число объектов):		
– среднее значение	83.7	107.7
– медиана	89	108
– пределы вариации	34 – 121	47– 153
– стандартное отклонение	27.4	31.0
– коэффициент вариации	32.7	37.0
Напряженность поля (число элементарных реакций):		
– среднее значение	287.4	337.2
– медиана	305	352
– пределы вариации	108– 434	97– 478
– стандартное отклонение	103.9	91.4
– коэффициент вариации	36.2	31.8

Лисицы обоих полов часто используют для локомоции тропы и дороги, особенно в конце зимы, когда сугробы выше, а толща снега пронизана ледяными корками. При переходах к другому кормовому участку, самцы лисицы обыкновенной чаще самок приближаются к объектам антропогенного происхождения, причем самки зачастую делают это, ориентируясь по следам

самцов (в поведении лесных куниц Самарских окрестностей была выявлена такая же закономерность).

При переходах, а также в начале процесса мышкования, лисицы в большей мере «отвлекаются» на исследование объектов антропогенной природы, практически «не замечая» такие объекты при успешной добыче мышевидных грызунов, когда совершают, одну за одной, несколько покопок до грунта у комлей деревьев или возле стеблей бурьянных трав. (Такая же закономерность, а именно, снижение тревожности при кормовой активности, была выявлена в поведении горностаев, но не в поведении лесных куниц. Лесных куниц отличает от прочих родентофагов данного исследования постоянная готовность ко встрече с опасностью, в том числе, опасностью антропогенного происхождения. Это проявляется в регулярной ориентации лесных куниц на деревья, перемещениях вблизи деревьев, а также в периодических заходах особей на основания стволов и уходах в кроны при опасности).

С февраля, с установлением ледовой переправы через р. Волга и началом у лисиц периода гона, изменяется характер использования индивидуальных участков. Общая активность возрастает, лисицы много ходят по волжскому льду, посещают лунки рыбаков, используя для перемещений тропы людей. В целом, площади индивидуальных участков лисиц увеличиваются, переходы удлиняются. В то же время, кормовые территории, расположенные вблизи дорог, для мышкования теперь не используются; эти угодья пересекаются по прямой, широким шагом. К концу зимы лисицы откочевывают к задворкам поселений (с. Рождествено и с. Выползово). Если есть возможность, при переходах лисицы перемещаются от одной свалки с синантропным мусором до другой.

Следы, оставленные после выпавшего снега, позволяют определить время активности лисиц. Известно, что в норме лисицы активны в утренние и вечерние сумерки – периоды максимальной активности мышевидных (Соколов, Кузнецов, 1978). В угодьях, измененных действием людей, отмечены случаи дневной активности лисиц обоих полов, которые объясняются повышением доли дополнительных и факультативных кормов в питании лисиц, обитающих вблизи жилья людей.

Общий анализ поведения лисиц в антропогенной среде обитания позволяет предположить, что в процессе использования индивидуального участка в психике лисиц формируются «когнитивные карты» местности (Толмен, 1997). Регулярные переходы по устойчивым маршрутам от одного ориентировочного объекта до другого, по-видимому, способствуют сохранению таких «карт» в памяти. Этой же функции служит использование долгосрочных объектов биологического сигнального поля, как оно понимается Н. П. Наумовым (Наумов, 1977б).

2. Некоторые особенности восприятия информации об объектах антропогенного происхождения у лисицы обыкновенной и енотовидной собаки. В отдельные годы периода 1993 – 2001 гг. исследовали информационные аспекты адаптаций обыкновенной лисицы и енотовидной собаки (*Nyctereutes procynoides* Gray, 1834), обитавших в антропогенных условиях (Владимирова, 2011е). Исследование следов жизнедеятельности этих двух видов псовых проводили в пойме р. Волги (охотхозяйство «Васильевские острова»), зимой (после ледостава) и летом. Выраженной межвидовой пищевой конкуренции не наблюдали: предпочитаемые биотопы следовой активности енотовидных собак лисицы проходили аллюром без проявления поисково-пищевых реакций. Для обоих видов основой получения информации о среде, по-видимому, являются ольфакторные сигналы. Они же выступают и основной формой биосоциальной коммуникации. Енотовидные собаки приурочивали пахучие метки, главным образом, к низким деталям микроландшафта (стебель травы, бугорок, куст). Лисицы чаще метили отдельные хорошо заметные объекты, расположенные по границам открытой местности. Оба вида с одинаковой интенсивностью метили следы и метки особей своего вида и гетероспецификов, дифференцировали безопасные и стрессогенные ситуации, исследуя стоянки рыбаков, лодки, помойки, «интересовались» содержимым емкостей с прикормом для рыб, мешками из-под продуктов. (Это происходило днем при отсутствии людей или по ночам). Лисицы чаще енотовидных собак перемещались, ориентируясь на хорошо заметные элементы рельефа, отдельно стоящие деревья, дороги.

В исследованиях, проведенных в снежное время года, учитывали наличие двигательных реакций, свидетельствующих об общей «стрессированности» животных, в связи с обитанием в среде, богатой антропогенными объектами. В отношении поведения лисицы обыкновенной были выявлены следующие особенности активности, ассоциированные с восприятием объектов антропгеного происхождения: 1) возрастание доли подражательных реакций, локомоция по своим следам, оставленным ранее, или по следам других особей; 2) повышение значений анизотроплности, величины и напряженности информационно-знакового поля; 3) увеличение количества попыток передвижения в направлении, противоположном основному маршруту; 4) повышение доли исследовательских реакций, по сравнению со средним показателем, определенным для данного типа поведения; 5) перемена направления передвижения без «привязки» к объекту ориентировки; 6) повышение количества реакций мечения; 7) высокая (выше обычного) частая перемена формы локомоции (аллюра); 8) повышение количества реакций ориентации, произведенных в левую сторону; 9) уменьшение продолжительности непрерывного блока поиско-пищевого поведения, появление отдельных ориентировочных реакции, сменяющихся перемещением

по участку; 10) появление реакций лазанья по вертикали; 11) возрастание доли зигзагообразного передвижения по территории (Владимирова, 2004а; Склюев, Владимирова, 2009; Владимирова, 2010к и др.).

Таким образом, высокий потенциал обыкновенной лисицы к обитанию в антропогенных условиях объясняется, наряду с полифагией, значительной поведенческой пластичностью. Обыкновенная лисица способна к сложной психической деятельности, обеспечивающей приспособление без общего ограничения активности. Наряду с врожденными свойствами нервной системы, адаптация лисиц, по-видимому, достигается формируемым в онтогенезе умением дифференцировать опасность – навыком, приобретаемым с повышением доли исследовательского поведения в суточной активности. Кроме того, для выживания в среде, трансформированной деятельностью людей, большую роль играет подражательное поведение, включая использование долгосрочных объектов биологического сигнального поля (Наумов и др., 1981).

Сведение пойменного леса способствует повышению плотности популяции обыкновенной лисицы. С целью сохранения природы национального парка «Самарская Лука» и регулирования численности лисиц, рекомендуется прекратить строительство новых объектов массового отдыха в окрестностях г. Самары на территории правобережной волжской поймы.

4.3. Особенности ложного гона лесной куницы в антропогенных условиях обитания (на примере окрестностей г. Самары)

Интенсификация ложного гона куницы лесной в условиях антропогенной трансформации биотопов обитания, при низкой численности популяции: увеличение длины суточного хода, рост числа двигательных реакций, усиление маркировочной активности и, в целом, повышение биосоциальных взаимодействий

В пределах видового ареала, наличие лесной куницы в пригородных лесах свидетельствует об умеренном антропогенном воздействии (Захаров, 2005 и др.), а повышение ее численности может служить благоприятным признаком результативности экологического мониторинга (Владимирова, 2009 а). Была поставлена задача описания феномена ложного гона и исследования его особенностей при обитании куниц в естественной среде обитания, трансформированной людьми – пригородных лесах г. Самары.

Ранневесеннее оживление активности у представителей рода куниц, или, по определению Г.Д. Дулькейта (1929), «ложный гон», выполняет ряд функций, главная из которых, по мнению большинства исследователей, – усиление биосоциальных взаимодействий. В основном, ложный гон исследовался в популяциях соболя (*Martes zibellina* L., 1758). По мнению специалистов,

причины и функции ложного гона могут быть одинаковы для соболя и лесной куницы, образующих в природе гибриды (Юргенсон, 1967). Ложный гон способствует контактам конспецификов, формированию брачных пар, перераспределению угодий, и, в конечном итоге, внутрипопуляционной регуляции (Раевский, 1947; Теплов, 1960; Монахов, Бакеев, 1981). В совместной среде обитания аккумулируется информация о плотности и физиологическом состоянии населения, наличии половых партнеров и их готовности к размножению (Мантейфель, 1948; Наумов, 1977; Граков, 1981; Соколов, Чернова, 2001). Следы взрослых самцов оказывают возбуждающее влияние на самок, способствуя развитию эмбрионов (Асписов и др., 1967).

К возможным причинам ложного гона относят: 1) атавизм полиэстричной репродукции, сохранившийся со времен палеоцена (Корытин, Азбукина, 1986); 2) повышение уровня тестостерона в крови самцов, в связи с удлинением светового дня и усилением их двигательной активности (Данилов, Туманов, 1976); 3) улучшение погоды, способствующее успеху кормового и территориального поведения, расселению сеголеток, миграции (Раевский, 1947; Мантейфель, 1948).

Особенности зимней экологии и поведения лесной куницы изучали в 1976 – 2010 гг. в ближайших окрестностях г. Самары, на двух участках, разделенных руслом Волги (рис. 11, табл. 9). Левобережная рекреационная дубрава обозначена как участок 1, а правобережная лесистая пойма (Рождественская пойма р. Волги) – участок 2.

Полевой материал был собран методом троплений: в 1994 – 2010 гг. – лично автором этой книги, сведения за предыдущие годы были любезно предоставлены д.б.н. Д. П. Мозговым (табл. 25). Участки посещали в снежное время года по установленным маршрутам. Территории, на которых когда-либо, начиная с 1976 г., были встречены следы лесной куницы, исследовали подробнее.

Пол куниц определяли на основе комплекса морфологических и поведенческих признаков и по конфигурации мочевой точки. Предположение об идентификации конкретной особи с объектами исследования прошлых полевых сезонов делали по особенностям использования территории и локомоции. Был проведен учет абсолютной численности куниц (рис. 29). Около 30 % следов исследовали подробно – картировали, проводили детальные тропления и фотосъемку. Учитывали элементарные двигательные реакции куниц, распознанные по специфическому «рисунку» следовой дорожки: векторы перемещения, подходы к объектам, ориентировочные реакции, прыжки, маркировочные реакции (на грунт, объекты внешней среды и следы животных), оставление помета на возвышении, стереотипы кормежки (покопки, обследование стволов кустарника, стеблей трав, пустот под корнями деревьев), реакции на «посорки» дятлов, «поеди» белок и следы кормежки врановых птиц,

отходы с жировочного «челнока» в сторону, перемену формы аллюра (переход со следовой двухчетки на шаг или галоп-трехчетку), следы резкого торможения, начатые и незавершенные попытки локомоции, изменение положения тела на четырех лапах в сидячее, тергоровые и комфортные реакции, волочение брюшка, задиры коры на пнях и валежинах, заскоки на комли и пни, ход по деревьям, заходы с грунта на валежник, спуски на грунт, прыжки с деревьев, заходы под снег, под коряги и завалы хвороста, передвижение по собственным следам, ход по следам особей своего вида и гетероспецификов, обследование пустот под обрывами грунта, ход по лыжням, пересечение следов животных, ход через тропы, лыжни и дороги.

За тридцатипятилетний период наблюдения снижение численности куниц с 2 – 3 особей на 1000 га до 0 – 1,5 сопровождалось ростом антропогенного фактора. На обоих участках количество дорог, троп, кострищ, строений и заборов увеличилось в 2 – 5 раз. На всем участке № 1 местами вырубили кустарниковый ярус леса и молодые деревья. На месте лесных опушек и полян выстроили поселок с подъездными дорогами. Вдоль линии электропередач появилась обширная, разрастающаяся мусорная свалка (до 2005 г. куницы здесь переходили с одной кормовой территории на другую). На участке № 2 в 1998 г. была проложена ЛЭП с вырубками лесных участков и грунтовой дорогой. Вновь появилось по 2 – 3 вырубки и 1 – 2 свалки мусора на 3 *км* учетного маршрута. Рекреационно-хозяйственная деятельность людей на участке № 2 в основном оказалась сосредоточенной на берегу Волги. Удаленные угодья, предпочитаемые самками куниц, пострадали в меньшей степени.

Таблица 25

Объем материала, привлеченного для исследования феномена ложного гона лесной куницы (окрестности г. Самара, 1976 – 2010 гг.)

Показатели	Участок 1		Участок 2	
	Самцы	Самки	Самцы	Самки
Число троплений полных суточных ходов и следовых дорожек протяженностью более 2500 *м*	24	29	38	56
Пройдено по следам куниц, *км*	110	130	210	260

Начиная с 1993 г. и по настоящее время, в населении куниц на обоих участках наблюдается преобладание самок (рис. 29). Этот признак в литературе ассоциируется с низкой численностью популяции этого вида хищных млекопитающих (Граков, 1981). В 2005 – 2008 гг. на всей исследованной территории плотность населения куниц достигла минимума, но в 2009 – 2010 гг. на участке 2 она возросла до 2 – 2,5 особей на 1000 га, что объясняется, по-

видимому, уменьшением браконьерства и снижением рекреационной и транспортной нагрузки. На участке 1 увеличения встречаемости следов лесной куницы за последние два года периода исследования обнаружено не было.

В литературе было отмечено, что явления ложного гона у лесной куницы бывают слабо выражены при высокой численности зверьков (Граков, 1973).

В окрестностях г. Самары, населенных лесной куницей, в конце января – начале февраля наблюдали первые признаки ложного гона, основным из которых считали увеличение в 3 и более раз числа маркировочных реакций самцов. Во второй декаде февраля интенсивность ложного гона резко увеличивалась. Зафиксированы сроки начала ложного гона, выраженные в числе суток, прошедших с 1-го января (рис. 30), со средним значением, равным 30 января, и предельными, составившими 14 января и 15 февраля (*M* 29,9 ± 7,3; *lim* 14 – 46; *V* 23,9 %; *n* 35). В теплые зимы ложный гон начинался раньше, в холодные – позже. В морозную и ветреную погоду, а также после снегопада, следы куниц не удавалось обнаружить, что в некоторые годы затрудняло точное определение начала ложного года (тогда указывалась наиболее ранняя дата трехкратного возрастания маркировочной активности самцов).

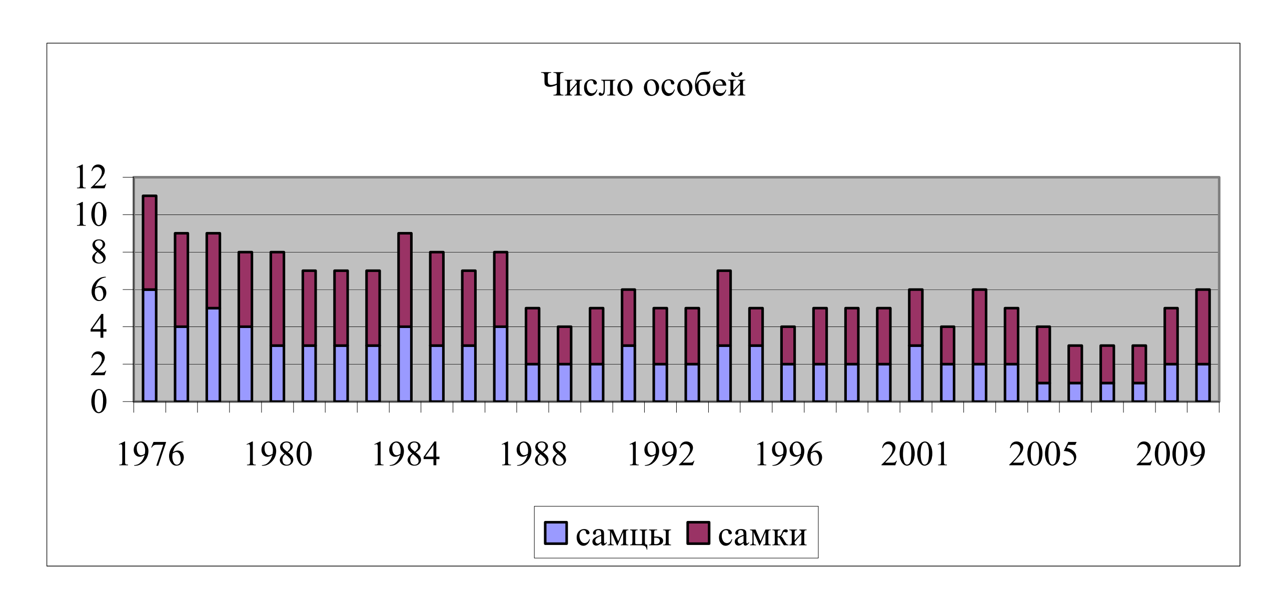


Рис. 29. Численность и половой состав населения куниц, обитающих в окрестностях г. Самары в зимнее время года, 1976 – 2010 гг.

На обоих участках в начале сезона троплений следы самцов можно было обнаружить в различных угодьях, в том числе – менее благоприятных для куниц. Самки весь снежный период занимали лучшие угодья, наиболее кормные и безопасные. К февралю самцы перемещались к участкам самок и добывали грызунов по краям жировочных территорий самок. Самки «вступали» в ложный гон на 5 – 7 дней позже самцов. Их двигательная активность повышалась в 1,3 – 2 раза, они интенсивно метили территорию мочей и пометом, волочили брюшко по грунту, оставляя в среде совместного обитания

множество «сведений» о своем пребывании (табл. 26). Данные по пунктам 1 и 2, приведенные в таблице (табл. 24), рассчитаны на основании анализа 44 следовых дорожек самцов и 62 – самок, что соответствовало естественному соотношению полов (1 : 1.4). Сведения, приведенные в пунктах 3 – 7 (табл. 26) – результат статистического анализа материалов троплений 30 особей самцов и 30 – самок.

К примеру, в 2001 г. стремление самки к контакту с самцом было отмечено на участке 2 в первых числах февраля. До этого самка обитала на своей индивидуальной территории, состоящей из четырех мелких суточных участков, посещаемых поочередно, без строгой периодичности, в зависимости от погодных условий. В морозную погоду и после успешной кормежки куница «следа не давала», оставаясь на сутки и более в дневных логовах. Второго февраля самка предприняла переход продолжительностью около 7 км на юго-запад, к участку обитания самца, с возвращением на следующие сутки в места постоянного обитания. Через две недели, после потепления, самка вторично уходила в том же направлении, придерживаясь микростаций защитного характера (кустарник, понижения рельефа), используемых при первом переходе, с последующим возвращением.

Таблица 26

Некоторые особенности активности лесной куницы в снежный период года (окрестности г. Самары, 1988 – 2010 гг.)

№	Показатель активности	Статистические характеристики * M ± SE / Wn	
		Период до ложного гона	Период ложного гона
1	Суточный ход особи, км	3.6 ± 0.4 0.9 – 7.2	5.7 ± 0.4 2.9 – 8.9
2	Продолжительность перехода на другую кормовую территорию, м	1134.3 ± 146.3 240.0 – 2730.0	1557.7 ± 274.1 350.0 – 7060.0
3	Число мочевых точек, на 3 км хода самцов	6.5 ± 0.8 2.8 – 15.0	23.1 ± 0.9 6.2 – 39.4
4	Число мочевых точек, на 3 км хода самок	4.1 ± 0.9 2.4 – 5.8	19.1 ± 1.7 11.2 – 26.4
5	Число элементарных двигательных реакций, на 3 км следовой дорожки самцов	1394.5 ± 165.2 704.0 – 2044.2	2019.3 ± 172.1 921.5 – 1045.3
6	Число элементарных	1776.3 ± 203.2	2246.2 ± 217.5

	двигательных реакций, на 3 км следовой дорожки самок	574.6 – 1018.2	873.1 – 2755.8
7	Продолжительность передвижения самцов по следам самок, *м* на 3 *км* хода	<u>22.7 ± 11.4</u> 0 – 52.7	<u>421.4 ± 103.0</u> 104.0 –1460.0

* В числителе приведены среднее значение и стандартная ошибка, в знаменателе – предельные значения.

При перемещениях на другую кормовую территорию в начале зимы куницы иногда проявляли подражательные реакции на следы особей своего вида, проходя по ним или поблизости несколько метров. Со второй декады февраля до середины марта таких сопряженных следов становилось намного больше. В местах их пересечения было видно, что следы самцов располагались поверх следов самок.

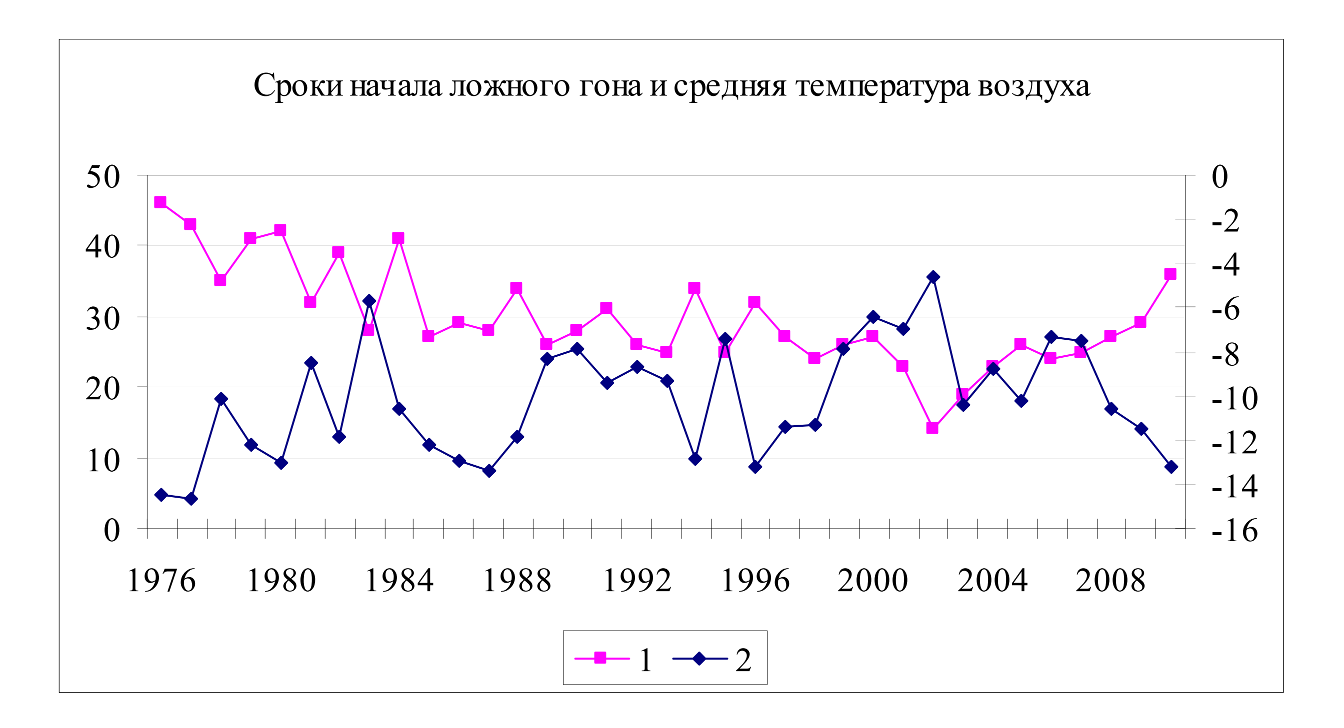


Рис. 30. Сроки начала ложного гона лесной куницы, обитающей в самарских окрестностях, и температура воздуха, за период с 1976 по 2010 гг. *1* – начало ложного гона, день года, считая от 1-го января (левая шкала); *2* – средняя температура воздуха за январь – первую декаду февраля, по данным сервера http://meteo.infospace.ru (правая шкала)

В 2001 – 2008 гг., по-видимому, в связи с «аномально теплыми зимами», начало ложного гона сдвинулось на более ранние сроки, достигнув в 2002 г.

рекордной даты 14 января. В этом же году в январе – первой декаде февраля была самая высокая средняя температура воздуха (–4.6 С °, при среднем показателе –13.2 С ° за период исследования). Еще 10 января 2002 г. самец не проявлял интереса к следам самки, которые пересекал 3 раза на протяжении 1600 *м* жировочного хода, добывая грызунов в угодьях, где обычно мышковала самка. У самки в начале января отмечалась «негативная» реакция на самца, которая проявлялась в избегании следов его жизнедеятельности и изменении направления передвижения при встречах с его следами. С 17-го января картина изменилась: самец по-прежнему проявлял кормовую активность поблизости от участка самки, но теперь он активно маркировал её следы, перемещался вдоль них на расстояние до 20 *м*. Увеличилось и количество мочевых точек, оставленных самкой.

Проявления ложного гона различаются в половых группах. Передвижение по обширной территории в большей мере свойственно самцам, поскольку самки, чаще использующие «верховой» ход (Владимирова, 2009б), ограничены в переходах наличием деревьев (Мозговой, 1976; Владимирова, Мозговой, 2009). Кроме того, поведение самцов лесной куницы в период ложного гона характеризуется увеличением доли «реакций импульсивности» и снижением доли «реакций тревожности», используя терминологию, принятую в физиологии (Чилингарян, Григорьян, 2007; Григорьян, Мержанова, 2008). Рост импульсивности поведения проявляется в повышении на 40 – 70 % % числа таких феноменов поведения, как 1) резкая перемена направления движения, 2) левосторонняя ориентация, 3) локомоция по следам лисицы, 4) мочевая точка на грунт при восприятии антропогенного объекта, 5) пробежка галопом после неудачной охоты на птиц (эмоциональная реакция), 6) перемещение в направлении, противоположном основному ходу. О возрастании импульсивности поведения особей обоих полов косвенно свидетельствует повышение общего количества элементарных двигательных реакций (табл. 24). Снижение доли реакций «тревожности», характерное в период ложного гона особенно для самцов, проявляется в редукции ориентировочно-оборонительного и исследовательского поведения (за исключением повышенного внимания к следам самок). Самцы лесной куницы перестают изменять направление передвижения при контактах с антропогенными объектами, подходя к ним большими прыжками, реже взбираются на деревья, но чаще и на более длительные расстояния перемещаются по лыжням. Они «с разбегу», без исследовательских реакций, переходят грунтовые дороги и трассы снегоходов, тропы рыбаков. Взаимодействуя с антропогенной средой обитания импульсивнее самок, самцы, по-видимому, в большей мере подвержены гибели, чем самки.

Таким образом, в окрестностях г. Самары, населенных лесной куницей, в конце января – феврале наблюдали выраженные признаки ложного гона, к

которым относили: а) резкое увеличение маркировочной активности самцов; б) их перемещение к индивидуальным участкам самок; в) поиск самцами следов деятельности самок и передвижение по ним; в) усиленное мечение самками грунта и следов самцов.

Ложный гон куниц, обитающих в окрестностях г. Самара, в условиях низкой численности популяций и высокого уровня антропогенной трансформации угодий, характеризуется следующими чертами. У особей обоих полов увеличивается продолжительность суточного хода, особенно за счет доли территориального поведения, которое, в составе суточной активности, возрастает с 30 – 45 % до 60 – 75 %. Следы самцов лесной куницы обнаруживаются в стациях, обычно не посещаемых зверьками этого вида: на песчаных отмелях, в низких луговых и кустарниковых участках, в гуще осинника. При недостатке самцов лесной куницы, самки проявляют активность на следах самцов обыкновенной лисицы так, как если бы это были следы самцов куниц: идут по ним, оставляют на них мочевые точки, следы волочения брюшка, проявляют тергоровые реакции. Кроме того, некоторые самки предпринимают одно – два длительных перемещения в направлении индивидуальных участков самцов, с последующим возвращением. Эти факты подтверждают представления о феномене ложного гона как процессе усиления биосоциальных отношений.

Направшивается вывод, что во время ложного гона лесная куница шире использует пространственные ресурсы экологической ниши, в связи с чем в большей мере испытывает последствия негативного влияния людей на природу. В самарских окрестностях животные этого вида нуждаются в проведении специальных мероприятий, направленных на поддержание их численности: снижении рекреационной и хозяйственной нагрузки, охране леса, запрете браконьерства.

4.4. Роль деревьев в экологии лесной куницы

Деревья и лесная растительность как важнейший фактор экологии лесной куницы. Высокая доля деревьев (20 – 25 %) среди классов объектов, воспринимаемых куницами в естественной среде обитания. Ориентация на деревья, сопровождающая локомоцию куниц, уход в кроны в случае опасности, отдых у оснований стволов при перемещениях, преимущественное использование деревьев для дневных убежищ. Многолетние тропы и убежища лесных куниц, расположенные по лесолуговым экотонам или в лесу

Выживание лесных куниц в современных условиях связано с хорошим состоянием спелых и перестойных лесов (Jirdan, 2011; Sidorovich et al., 2005; Захаров, Жигарев, 2005; Владимирова, Мозговой, 2010; Владимирова, Савинов,

2013). Данный факт объясняется потребностью животных этого вида в деревьях с дуплами в стволах, которые необходимы им для устройства выводковых убежищ в период размножения (Филипьечев, 2006; Насимович и др., 1973). В литературе отмечаются «осторожные» повадки лесных куниц, уходящих в кроны при опасности (Данилов, Туманов, 1976; Граков, 1981; Корытин, 1986). Эволюционное формирование этого вида происходило в «лесной среде обитания», причем из всех видов рода куниц, куница лесная – «наиболее искусная в древолазании» (Бакеев, 1973, с. 5).

Факторы, которые делают лесную куницу видом, уязвимым в антропогенных условиях, известны. Это: а) недостаточное количество кормовых участков, связанных переходами, пригодными для безопасных перемещений куниц; б) общая деградация и недостаточная безопасность местообитаний, что особенно важно в период выведения потомства; в) напряженные конкурентные отношения куниц с гетероспецификами-родентофагами, обостряющиеся при нехватке кормов (Гептнер и др., 1967; Соболь…, 1973; Граков, 1981; Владимирова, 2012м).

Значение факторов трофической конкуренции и безопасности снижается при хорошем состоянии кормовой базы. В этом случае, подобно другим видам хищников, лесная куница использует в пищу специализированный набор кормов (McArthur*,* Pianka, 1966), а кормопоисковую активность приурочивает к безопасным участкам, оптимальным в кормовом отношении (Sidorovich et al., 2005; Захаров, Жигарев, 2005; Владимирова, Мозговой, 2010б; Соболь…, 1973). Несмотря на то, что в Среднем Поволжье и на севере Нижнего Поволжья лесная куница имеет широкий выбор кормовых объектов (Владимирова, 2013д), в годы, продуктивные по основным кормам, лесная куница предпочитает питаться мышевидными грызунами, обитающими по лесолуговым экотонам и в глубине леса, главным образом, рыжей полевкой *(Myodes glareolus* Schreber, 1780) (Соболь…, 1973; Sidirivich et al., 2006 и др.).

При плохой обеспеченности кормами протяженность перемещений куниц увеличивается (Филипьечев, 2006; Насимович, 1948в), и это усиливает негативное влияние среды, трансформированной людьми, на лесную куницу (Мозговой, 2005а). Влияние «антропогена» на лесных куниц обостряется и с ростом численности популяций антропотолерантной обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* Linneaeus 1758) (Мозговой, 2005а; Lindström et al., 1995; Helldin, 1998).

Делая предположения о стратегиях выживания лесных куниц, обладающих, как все млекопитающие, относительно сложной психикой, следует учитывать психофизиологические причины, воздействующие на их активность. Имеется в виду повышение тревожности особей при усилении фактора беспокойства в среде обитания лесных куниц, что обычно сопровождается увеличением доли дезадаптивных реакций в поведенческой

активности (Jordan, 2011; Симонов, 1983; Владимирова, Мозговой, 2010а). Объяснение видоспецифических особенностей экологии лесных куниц, которое базируется исключительно на трофическом факторе, не может считаться удовлетворительным (Соболь…, 1973; Корытин, 1986; Griffin et al., 2008). При повышении доли безлесных пространств, а также увеличении числа инженерно-технических сооружений в облесенных местообитаниях, лесная куница покидает привычные угодья или вымирает, причем это происходит даже при удовлетворительном состоянии потенциальной кормовой базы (Jordan, 2011; Захаров, Жигарев, 2005; Владимирова, 2012м; McDonald, 2002). Конкретные механизмы экологической этологии, приводящие к исчезновению лесных куниц после вырубки, гибели и деградации леса, остаются до сих пор не изученными. Данное исследование посвящено описанию и анализу поведения лесной куницы, ассоциированного с древесной растительностью, а также исследованию механизмов выживания, при которых используются защитные реакции такого рода.

Зимние тропления лесной куницы проводили в 1993–2013 гг. в пойменных биотопах Средней Волги и северной части Нижней Волги (поймы рек Волга, Самара, Кондурча, Кобельма, Кадада, Б. Иргиз), в различной степени подверженных антропогенному воздействию (табл. 16). Маршруты по розыску следов лесных куниц проходили по всем биотопам, имеющимся на территориях исследования, типичным для обитания лесной куницы в данной местности. Участки обитания куниц 1, 6 и 7 в окрестностях г. Самары (табл. 16, фото 1 – 3) ежегодно неоднократно исследовали, собирая материал систематически. По возможности, учитывали пол и возраст особей (на основании совокупности факторов). В отличие от самок того же возраста, самцы оставляют более крупные следы, менее сближенные к средней линии, реже взбираются на возвышения, чаще ориентируются визуально (Граков, 1981; Корытин, 1986; Насимович, 1948в; Мозговой, 2005а; Владимирова, 2010в). Во время гона они приходят на индивидуальные участки самок, в их следах, рассмотренных за несколько суток, в сравнении со следами самок, доля кормопоисковой активности меньше, а территориальной – больше (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2010в). Характерные способы использования территории, особенности поведения, конфигурации следов жизнедеятельности самцов и самок лесных куниц, молодых, взрослых и стареющих особей, а также резидентов и пришлых особей, описаны (Соболь…, 1973; Данилов, Туманов, 1976; Граков, 1981; Корытин, 1986; Насимович, 1948в; Мозговой, 2005а; Владимирова, 2010в; Сидорович, 1997; Jędrzejewski, Sidorovich, 2011).

В целом, полевой материал представляет собой протоколы зимних троплений отдельных особей, описание выявленных индивидуальных участков обитания (на участках 1, 6, 7), а также данные по встречаемости следов, полученные на учетных маршрутах продолжительностью около 10 *км* каждый

(число пересечений суточных наследов). Численность куниц была низкой и средней, составляя от 0.3 до 1.5 особей на 1000 *га* (Мирутенко и др., 2009). Исследовано приблизительно 190 *км* следов лесной куницы. Из них, около половины было проанализировано с одновременным определением функциональной формы активности особей, а также по методике детальных троплений (с параллельным определением разновидностей реакций и объектов, вызвавших реакции при их восприятии) (Мозговой, 2005а; Vladimirova, 2011; Владимирова, 2012л, 2013а).

Куницами, проявляющими активность в биоценозах с низким и умеренным уровнем антропогенной трансформации природной среды (1-й тип), был оставлен 121 *км* следов, а 72 *км* – в биоценозах с высоким, местами – умеренным уровнем (2-й тип). Отнесение биоценозов к 1 или 2 типу базировалось на комплексной оценке. Учитывали уровень дигрессии растительности, долю ненарушенных участков, сохранность видового биоразнообразия и состояние основных ресурсовоспроизводящих и средообразующих функций биоценоза (Соколов, Ильенко, 1976; Петухов, 1989; Безель и др., 1993; Бердюгин, 2000; Абрамова, 2005; Рейхани 2010; Владимирова, 2004а, 2011з; Владимирова, Мозговой, 2005; Корытин Н. С., 2011 и др.). Принимали во внимание расположение автотрасс, проселочных и грунтовых дорог, удаленность участка от населенных пунктов, выпас скота, общую посещаемость территории людьми, наличие следов собак. Анализ состояния лесных экосистем проводился по стандартным методикам (Мелехов, 1980; Сеннов и др., 1981), принимали во внимание состояние подроста и подлеска, характер возобновления растительности, степень общей деградации насаждений. Геоморфологическое районирование и классификация лесов в местообитаниях лесной куницы, использованные в данной статье, соответствуют таковым, принятым в местном краеведении (Матвеев, Терентьев, 1990; Плаксина, 2001; Солянов, 2001; Васюков, 2007; Лесной…, 2008; Петухов, Паршаков, 2008; Черных и др., 2010). Процент лесопокрытости определяли наложением мелкоячеистой прямоугольной сетки на карты участков исследования, взятые в поисковой Интернет-системе *Yandex*. Консультации по типам растительного покрова биоценозов, в состав которых входит (входила) лесная куница (табл. 16), автор получала неоднократно у самарских ботаников – к. б. н. О. А. Мозговой (СамГУ) и к. б. н. Н. С. Ильиной (ПГСГА), за что высказывает им глубокую благодарность.

Для удобства формализации, следовые дорожки были разделены на четырехсотметровые отрезки (Мозговой, Розенберг, 1992). Техника сбора полевого материала, позволяющая получать показатели, сравнимые в количественном отношении, заключалась в следующем. Обнаружив следовую дорожку, определяли: а) тип биотопа и стации; б) направление локомоции особи, оставившей следы; в) видовую принадлежность следов; г)

функциональную форму поведенческой активности особи; д) пол и возраст (предположительно); е) наличие следов конспецификов и гетероспецификов (Владимирова, 2012л). В качестве характеристик взаимодействия особи и среды, рассмотренных в данной статье, были выбраны показатели, регистрируемые при детальных троплениях: 1) число и классовое разнообразие объектов, в ходе восприятия которых особь проявила «ответные» реакции, 2) число и классовое разнообразие двигательных и экскреторных реакций, проявленных особью при восприятии внешних объектов. Определение формы активности предшествовало учету мелких единиц поведения (Vladimirova, 2011). При достаточном опыте полевых исследований, по следам на снегу можно судить о причинах, вызвавших тот или иной двигательный или экскреторный «ответ» животных (Огнев, 1950; Формозов, 1959; Владимирова, Морозов, 2014 и др.). Определялись частоты реагирования куниц на объекты разных классов, выявлялись корреляционные и регрессионные зависимости, проводился факторный анализ. Статистические расчеты проводились с помощью программ *STATISTICA-6* и *Exel*.

Пойменные леса охраняются и вырубке не подлежат (Лесной…, 2008; Петухов, Паршаков, 2008; Черных и др., 2010 и др.). Тем не менее, за годы исследования происходило постепенное ухудшение состояния лесной растительности пойм, населенных лесной куницей, а также повышение ее конкурентных отношений с антропотолерантной обыкновенной лисицей (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2012м). Изменения среды сопровождались периодическим снижением численности куниц и, в некоторых случаях, ее исчезновением (фото 4).

В результате работы по изучению эколого-этологических особенностей куницы лесной, ассоциированных с деревьями и лесной растительностью, были получены следующие результаты.

1. Локализация следовых дорожек лесной куницы. На участке 1 было начато строительство прибрежных баз отдыха, сопровождающееся вырубкой подлеска, подроста и части взрослых деревьев, после чего лесные куницы покинули прибрежную часть территории, хотя следы молодых особей в начале снежных сезонов неоднократно отмечались в этой части участка. Здесь появилось большее количество следов ласки. На всем участке 1 следы лесной куницы не обнаруживались в январе-марте 1996 и 1997 гг., несмотря на то, что, по словам местного населения, следы лесных куниц в начале зимних сезонов отмечались здесь ежегодно.

На участке 2 в 2000-х – 2010-х гг. отмечены лесные пожары. Выгорели участки естественного леса и часть сосновых лесопосадок, используемых куницами для переходов и фуражирования (под фуражированием имеется в виду добыча мышевидных грызунов, главным образом, рыжих полевок).

На участке 3 проложено несколько новых дорог, значительно усилился выпас скота. Сосновые лесопосадки, высаженные на месте вырубки, не прижились (фото 4). Размножились обыкновенные лисицы (отмечено увеличение плотности следов лисиц в 1,5 – 2 раза). Следы лесной куницы обнаруживались здесь в 1993 – 2002 г., после чего следов зверей этого вида на данной территории нами выявлено не было. По опросам местных жителей, «лесная куница в окрестностях Калиновки больше не водится».

На участке 4 также отмечено увеличение числа грунтовых дорог (укатанных и замусоренных съездов с шоссе по обочине в лесополосы) и рост численности обыкновенной лисицы.

Участок 5 стал значительно интенсивнее использоваться туристами для отдыха в летнее время года (период выведения молодняка), увеличилось число кострищ под старыми осокорями, обычно используемыми куницами в качестве выводковых убежищ. Отрицательно на куницу влияет и близость автотрассы *Р-226.* Следы лесной куницы были обнаружены здесь в 1993 – 2001 гг., после чего нами они не выявлялись, но были отмечены местным зоологом на пять лет позже (Филипьечев, 2005, с. 29).

Прибрежная часть участка 6 после 1999 г. была застроена и населена стаями бездомных собак. После появления ЛЭП в 1998 г. здесь изменилась локализация маршрутов переходов куниц к другим кормовым территориям, а сами переходы удлинились, в среднем, на треть. Куницы плотнее заселили участки, более удаленные от селитебной зоны. На участке 6 следы лесной куницы не обнаруживались в январе-марте 1998, 2000, 2002 гг. (в начале сезона зимних троплений следы лесных куниц обнаруживались). Субпопуляция лесной куницы, населяющая участок 6 (это бывший участок 1), выросла в численности вдвое после 2008 г., по сравнению с 2001 – 2003 гг. (Владимирова, Мозговой, 2010б), повторив общероссийскую тенденцию (Мирутенко и др., 2009). До 2008 г. на участках 1 и 6 нами было отмечено браконьерство – обнаружены капканы и путики. В более поздние годы, лесные куницы, мигрировавшие в эту часть Самарской Луки со стороны северо-западной заповедной территории, по-видимому, перераспределились по участку, населив более безопасные угодья, изолированные водой в период выведения молодняка от прибрежной части поймы, где обитали бездомные собаки, и от дворовых собак с. Рожествено (Владимирова, 2012з).

На участке 7 с 1995 г. отмечено появление мусорных свалок на просеке, прорубленной для линии электропередач, а также густое зарастание сорной растительностью участка, лежащего вдоль ЛЭП, который до этого использовался куницами для переходов. Здесь проходила многолетняя тропа лесных куниц, используемая ими до этого не менее 15 лет. После вырубки подлеска и подроста в 2007 г., когда часть леса сдали в аренду, изменилась локализация как жировочных участков, так и переходов лесных куниц,

сдвинувшись к оврагу. До вырубки плотной опушечной растительности близость автотрассы не досаждала куницам, и они переходили к другому кормовому участку в 15 *м* от границы леса вдоль оживленной автотрассы. Теперь на части участка, расположенной севернее Студеного оврага и ранее населенной лесными куницами, следов не наблюдается. На участке 7 следы лесной куницы отсутствовали в конце зим 2005 и 2011 гг., несмотря на то, что в ноябре-декабре 2004 и 2010 гг. нами были отмечены следы сеголеток, в количестве не менее двух особей в каждый указанный сезон. На участках 1, 6 и 7, в годы отсутствия следов, по-видимому, к январю-февралю куниц убивали, кроме браконьеров, расплодившиеся здесь бездомные собаки.

Следы лесных куниц, наблюдаемые нами на исследованных территориях в снежное время года, были локализованы, главным образом, в глубине леса и по его границам (табл. 27). Исключение составляли следы переходов между кормовыми участками, – в тех случаях, когда участки были разделены открытыми пространствами. В период ложного гона самцы переходили к местам обитания самок, перемещаясь по открытой местности (фото 28).

Таблица 27

Показатели экологии лесных куниц, выявленные методом троплений (Среднее Поволжье и север Нижнего Поволжья, 1993 – 2013 гг.)

Показатель	Значение показателя, в зависимости от уровня антропогенного фактора		Характер и число данных, полученных в средах с разным уровнем действия антропогенного фактора
	низкий и средний	высокий и средний	
Средняя продолжительность суточного наследа	5.7 *км*	4.1 *км*	В средах с низким (и средним) уровнем – по 17 суточным наследам, в средах с высоким (и средним) – по 26 наследам. Новые и ранее опубликованные данные (Владимирова, Мозговой, 2010б)
Доля следов кормопоисковой активности, в составе суточной	65 %	59 %	По материалам троплений 42,0 *км* дистанций следов (участки 2 и 3) и 34,0 *км* дистанций следов (участки 6 и 7)
Соотношение следов самцов и самок	1 : 1,3	1 : 1,7	По 16 троплениям (низкий и средний) и 25 троплениям (высокий и средний)
Среднее число заходов на деревья	11	16	По материалам троплений 11,0 *км* дистанций следов (участок 2) и 17,2 *км*

с последующим перемещением по ним, на 4 *км* следов			дистанций следов (участок 6)
Среднее число двигательных и экскреторных реакций, на 400 *м* следовой дорожки	81,2	139,2	По материалам Д. П. Мозгового (Мозговой, 2005а, с. 35)

Кормовой поиск, осуществляемый лесными куницами, на всех участках данного исследования, проходил по территории, занятой древесными насаждениями естественного и искусственного происхождения, а также по лесолуговым экотонам, – преимущественно, со стороны древесной растительности. Иногда куницы добывали грызунов по склонам оврагов и балок, свободным от деревьев. Такие овраги обычно были расположены в лесу или по границе леса.

Наблюдаемые случаи миграции лесных куниц между территориями, используемыми животными одной субпопуляции, осуществлялись не только по местности, заросшей деревьями, но всегда от одного лесного участка к другому.

«Границей лесных биоценозов» условно считали полосу, локализованную вдоль лесолугового экотона, шириной 100 *м,* так, что 80–90 *м* учитываемой территории было расположено среди деревьев, а 10–20 *м* – на прилегающей открытой местности. Разделение было определено тем, что основными кормовыми объектами лесной куницы были рыжие полевки – обитатели лесных биотопов. К «границе леса» относили: а) окраинную часть дубравы, вязового леса или осинника, переходящую в луг или поле; б) окраину смешанного мелколесья; в) окраинную часть успешно прижившихся лесопосадок; г) границы леса, произрастающего на пойменных возвышенностях; д) границы пойменного леса, переходящие в пойменный луг (кустарниковый, кустарничковый или травяной), кочкарник или песчаную пустошь.

Доля использования лесной куницей глубинных частей леса, а не границ леса, лежащих по лесолуговым экотонам, увеличивается под влиянием антропогенного фактора. Так, на участке 1, следы лесных куниц, локализованные вдоль границы леса, составили, по продолжительности, 50 % всех следов, а в глубине леса (включая лесопосадки) – 7 %, на участке 2 – 54 % и 18 % соответственно. На участке 6 вдоль границы леса проходило 34 % следов, а в глубине леса – 39 %, на участке 7 – 37 % и 35 % соответственно. В связи с вырубкой опушек и образованием мусорных свалок, лежащих по границе леса, здесь увеличилась плотность следов лисиц. Свалки мусора периодически посещаются лисицами (и бездомными собаками), а лесные

куницы из этой местности уходят. На участке 3 отношение следов, локализованных в открытых биотопах, на вырубках разного возраста, в глубине леса и по его границе, значительно варьировало от тропления к троплению.

Удивительной казалась четкая приуроченность некоторых следов лесной куницы к границе старой вырубки. Так, поздней осенью 1997 г. было запротоколировано тропление следов самки лесной куницы продолжительностью 4,5 *км*, 75 % которого проходило вдоль границы вырубки 35-40-летней давности, поросшей молодым сосняком искусственного происхождения, 15 % – внутри вырубки, и 10 % – по прилегающему лугу, переходящему в небольшой участок, заросший ивами и осокорями, лежащий на берегу р. Кобельмы, на краю которого располагалось логово. Эта же тропа, по словам самарского зоолога д. б. н. Д. П. Мозгового, использовалась куницами в 1971 г., а также, по нашим данным, в 1996, 1998 и 2000 гг. (отмечено частичное использование тропы). Такая стабильность перемещений куниц вдоль вырубки позволила предположить, что путь лесной куницы, который не проходил здесь ни по лесистой местности, ни по лесолуговому экотону, был ориентирован многолетней тропой, локализация которой была приурочена, с одной стороны, к массивам леса, переходящим в Новобуяновское лесничество, с другой – к небольшому участку леса, произрастающему по берегу р. Кобельмы.

Анализируя расположение следовых дорожек лесных куниц, состояние биоценозов, рельеф и факторы гидрографии, можно сделать предположение, что исчезновение лесной куницы на этом участке, зафиксированное нами более 10 лет назад, было вызвано активным использованием автотрассы *Р-178*, а также распашкой земель, лежащих южнее с. Калиновка. Трасса, очевидно, пересекла маршруты миграции данной субпопуляции, которая восстанавливалась, скорее всего, за счет особей, обитающих по берегу р. Кондурчи. На Кондурче до сих пор имеются стабильные условия, так называемые «стации переживания», лучше пригодные для обитания лесной куницы, чем условия берегов р. Кобельмы, – ручья, пересыхающего в засушливые годы. Можно предположить, что до полного исчезновения лесной куницы на участке 3, начиная с 2002 г., куницы, в течение сотен лет, предшествующих вырубке и, как минимум, трех десятков лет после вырубки, переходили по этой тропе на территорию участка 3 из облесенной поймы р. Кондурчи.

На территории исследования обнаружено 27 разных дневных убежищ лесных куниц. Они располагались чаще всего в дуплах, образовавшихся в стволах произрастающих деревьев (5 убежищ из 27), а также в кронах поваленных деревьев, расположенных на границе леса (5 убежищ) (фото 25 – 27). Также куницы использовали для дневных убежищ высокие пни (2), гайна белок (2), валежины, лежащие в пограничной части леса, обычно – неподалеку от густого кустарника (5), заросли кустарника, проросшие сквозь завалы

растительного мусора (3), кучи застарелого валежа (3). Использовали куницы для дневных убежищ и углубления в грунте, образовавшиеся на склонах, заросших кустарником, расположенные на границах участков леса (2). Анализ числа использований убежищ, выявленных в ходе троплений, показал, что чаще всего куницы использовали убежища в дуплах растущих деревьев, кронах поваленных деревьев и зарослях кустарника, заваленных мусором.

При переходах от одного кормового участка к другому, в среде обитания, подверженной антропогенному воздействию в более высокой степени, лесные куницы значительно чаще придерживались границ леса. Перемещаясь в целом в желаемом направлении, куницы долго опасались отойти от деревьев, растущих по краю леса, удлиняя свой путь, а в безопасной местности куницы шли напрямую, наиболее коротким путем.

Таким образом, основными факторами снижения численности лесной куницы в Среднем Поволжье, выступают вырубка и деградация леса, что сопровождаются ростом численности обыкновенной лисицы.

В условиях высокого «антропогена», сосновые лесопосадки не решают проблемы. Достигнувшие зрелости плодоносящие сосновые насаждения, в которых обитает много мышевидных грызунов, в основном используются не лесными куницами, а обыкновенными лисицами – трофическими конкурентами куниц, относительно легко переносящими трансформирующее воздействие людей на природу. При высокой плотности популяций лисиц лесные куницы испытывают дискомфорт, сокращают продолжительность и непрерывность кормопоискового поведения, при встречах со следами лисиц в их поведении увеличивается число реакций, куницы суетятся, уходят на деревья (Мозговой, 2005а). В то же время, лисицы широко используют зрелые сосновые посадки, перемещаются как по границам участков древесной растительности, так и вдоль рядков, до 300 *м* вглубь посадок, достигая лесных опушек, где можно обнаружить следы охоты лисиц на зайцев-беляков (*Lepus timidus* Linnaeus, 1758).

При неудачных попытках репродукции сосны, случаи которых можно наблюдать по всему региону (отличающемуся засушливым климатом), когда выживают отдельные, редко стоящие молодые деревья, для лисиц складывается оптимальная среда, но этого не происходит в отношении лесных куниц. Лесные куницы используют, главным образом, границы плотных сосновых лесопосадок, а лисицы способны продолжительное время мышковать вдоль рядка, визуально на него ориентируясь. Кроме того, лисицы активно используют участки кустарниковой поймы с «вкраплениями» молодых сосенок, сохранившимися после неудачных посадок, по которым лесные куницы обычно переходят от одного кормового участка к другому.

В зимы, наступившие после пожаров, лесные куницы перестают использовать привычные местообитания. При этом они даже сдвигают свои

обычные перемещения ближе к жилью человека, дорогам и тропам, что свидетельствует о непереносимости лесными куницами свежих гарей. Обыкновенные лисицы продолжают перемещаться по участкам, пострадавшими от низовых пожаров.

Отрицательным фактором экологии является снегоходный транспорт, сделавший доступными для отдыха удаленные от людей участки леса, в которых самки лесных куниц выводили потомство. Особенно «страдает» репродуктивный потенциал лесной куницы от нехватки старых перестойных деревьев, произрастающих на высоких берегах рек, на границе островков леса, в высоко расположенных дуплах которых куницы обычно устраивают выводковые убежища. В современных условиях таких дуплистых деревьев, летом ежегодно использующихся куницей для выведения детенышей, а зимой – для дневного отдыха, бывает считанное количество – не более одного-двух на 1000 *га.* В основаниях таких деревьев (дубы, осокори, вязы), если они произрастают в доступной для лыжников и снегоходного транспорта местности, отдыхающие обычно разводят костры, в результате чего куницы вынуждены искать другие убежища (дупла валежин, углубления в грунте, укрытия, расположенные в густом кустарнике, замусоренном хворостом), что не может не сказаться на выживаемости молодняка.

2. Функциональное место деревьев в умвельте лесной куницы. Совокупность классов объектов среды обитания, имеющих значение для выживания какого-либо вида животных, составляет его умвельт (*Umwelt*) (Endres, 1989; Uexkull, 2001). По ходу восприятия какого-либо объекта внешней среды животное генерирует одну или несколько реакций, приспособительное значение которых соответствует функциональным возможностям класса воспринятого объекта (Владимирова, 2012в). Для удобства формализации, класс объекта выражается вербальным понятием: дерево, куст, следы полевок, валежина, снежный бугорок, следы куницы (Мозговой, Розенберг, 1998). Реакции зверей соотносятся с объектами внешней среды, восприятие которых инициировало их появление (или совпало по времени с восприятием этих объектов) (Watson, 1930; Владимирова, Морозов, 2014 и др.). Классы объектов среды обитания лесной куницы и стереотипные поведенческие реакции описаны и каталогизированы (Владимирова, 2012в, 2012л).

В данном исследовании, в расчете на четырехсотметровые отрезки следовой дорожки, определялась доля восприятий объектов класса «дерево» среди восприятий объектов разных классов, инициировавших «ответные» двигательные реакции. О восприятии деревьев судили по поведенческим реакциям, проявленным куницами. К ним относились: 1) прямолинейная локомоция (ход по грунту) в направлении дерева: двухчеткой, шагом, галопом (такие реакции составили 36,8 % всех реакций, проявленных куницами при

восприятии деревьев); 2) перемена аллюра: на шаг, галоп, двухчетку (2,2 %); 3) начатая, но не завершенная попытка передвижения по грунту (6,3 %); 4) заход на основание ствола дерева (4,2 %); 5) заход в крону дерева, ход по стволам и веткам (1,3 %); 6) отдых у ствола дерева по ходу локомоции (2,0 %); 7) смена зоны активности с грунта на деревья на длительный период (1,7 %); 8) ориентировочная реакция на дерево по ходу локомоции (2,2 %); 9) исследовательская реакция (1,5 %); 10) оборонительная реакция, локализованная у ствола дерева, с одновременной ориентировкой в крону дерева (34,0 %); 11) поисково-пищевая реакция (6,9 %); 12) задиры коры в поисках личинок ксилофитов (0,2 %); 13) комфортная реакция (самоочищение) (0,3 %); 14) экскреция мочи, помета (0,1 %); 15) перемаркировка метки другой особи (0,1 %); 16) уход под снег у ствола дерева (0,1 %); 17) заход в дупло дерева (0,1 %) (рис. 31). Расчеты проведены на основании анализа 84 четырехсотметровых дистанций следов кормопоисковой активности лесных куниц, проявленных ими на участке 6.

При кормопоисковой активности лесных куниц, а также при переходах между кормовыми участками, доля восприятий деревьев на всех участках в среднем составляла 22–24 % (при этом рельеф, гидрология рек, лесопокрытость ландшафта, интенсивность фрагментации лесных участков, доля лесопосадок в растительности, селитебная, дорожная и рекреационная нагрузка на разных участках отличались).

По частоте использования перемещений в кронах деревьев были выделены два экотипа взрослых и стареющих особей – «куницы-низовки» (большинство наблюдаемых особей обоих полов) и «куницы-верховки» (приблизительно третья часть самок и отдельные самцы). Молодые достоверно чаще взрослых использовали для перемещений и защиты от опасности кроны деревьев, а также чаще их воспринимали при перемещениях по ходу кормового поиска (рис. 32).

Объем материала, собранного на участке 6, позволил сравнить доли восприятий деревьев особями, различающимися по возрастной и половой принадлежности; было выявлено, что чуть выше она была у самок, с возрастом куниц обоих полов – немного снижалась (рис. 32, 33).

Степень нагруженности поведенческой активности элементарными двигательными реакциями на данный показатель влияния не оказывала (рис. 34). Исследование показало, что каждый четвертый – пятый объект, воспринятый и отреагированный куницами в ходе кормового поиска и при переходах к другому кормовому участку, представляет собой дерево. Имея навык постоянного восприятия деревьев, самки чаще самцов применяли для передвижения на новый кормовой участок ход по ветвям, особенно в начале зимы; они использовали пищевые ресурсы и укрытия на грунте только в том случае, если поблизости от них были деревья.

Лесные куницы, обитающие в антропогенной среде, нуждаются в специальных охранных мероприятиях, намеренно проведенных людьми, так как, пытаясь приспособиться естественным образом, «включая» природные механизмы повышения активности, лесные куницы неизбежно сталкиваются с негативными свойствами трансформированной среды.

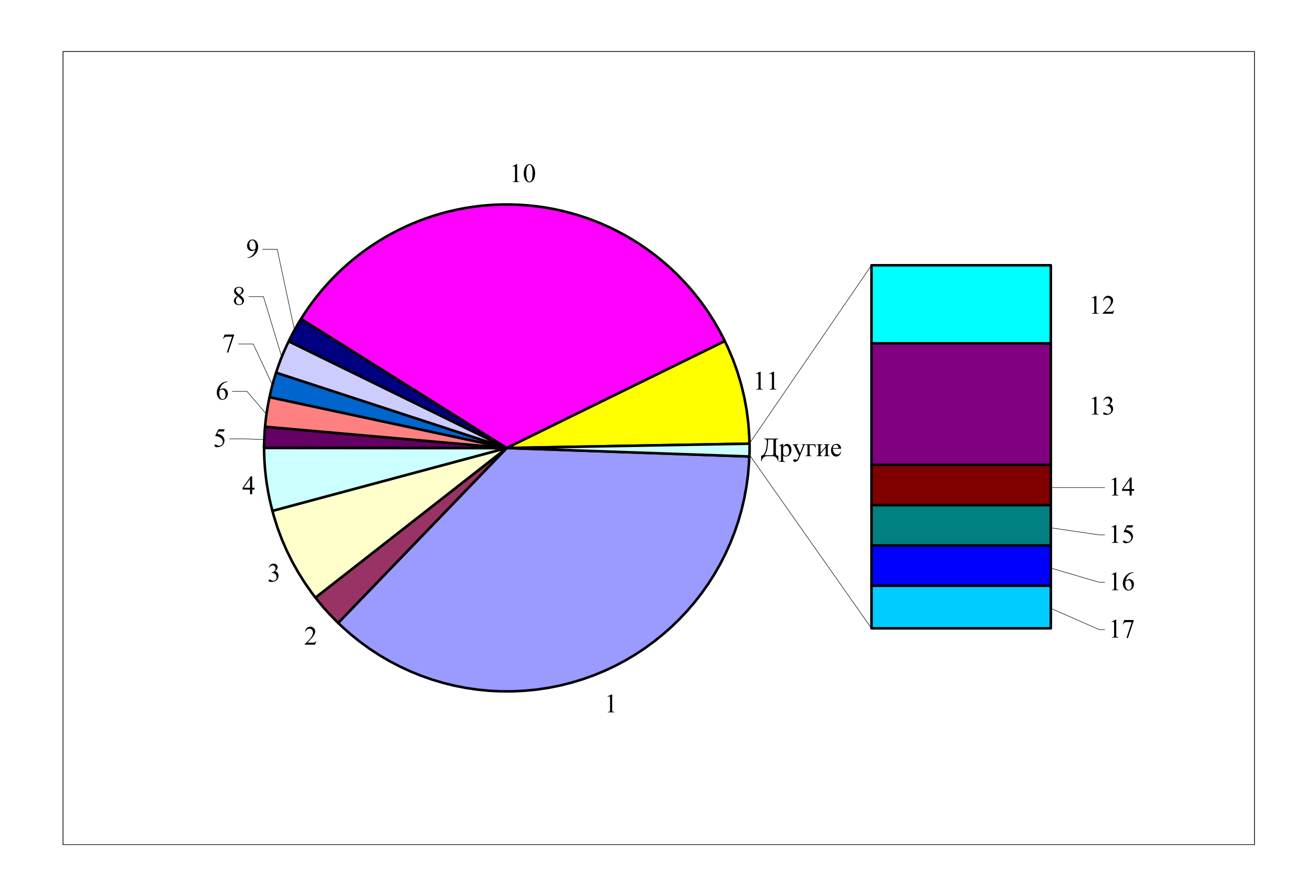


Рис. 31. Распределение «ответных» реакций лесных куниц, проявленных ими при восприятии объектов класса «дерево» (детализация цифровых обозначений дана в тексте)

Механизмы приспособления, проявляемые лесными куницами при ухудшении условий, заключаются в преимущественном использовании угодий, наиболее благоприятных по кормам: таких, где скапливаются мышевидные грызуны и сохраняется относительно низкий уровень беспокойства из-за деятельности людей. Такие условия складываются только при сохранении полноценной лесной растительности. Если в местах обитания куниц имеется много легко доступных кормов и деревья, то беспокоящая куниц антропогенная информация не оказывает на них существенного негативного влияния. Напротив, если деревьев в местах активности лесных куниц по какой-либо причине нет, то после контактов куниц с антропогенными объектами изменяется структура их поведения: сокращается непрерывная продолжительность кормового поиска, повышается число заходов на деревья, возрастает число незавершенных локомоторных попыток, реакций мечения,

передвижений по своим следам, пробежек трехчеткой и четырехчеткой (Владимирова, Мозговой, 2010а).

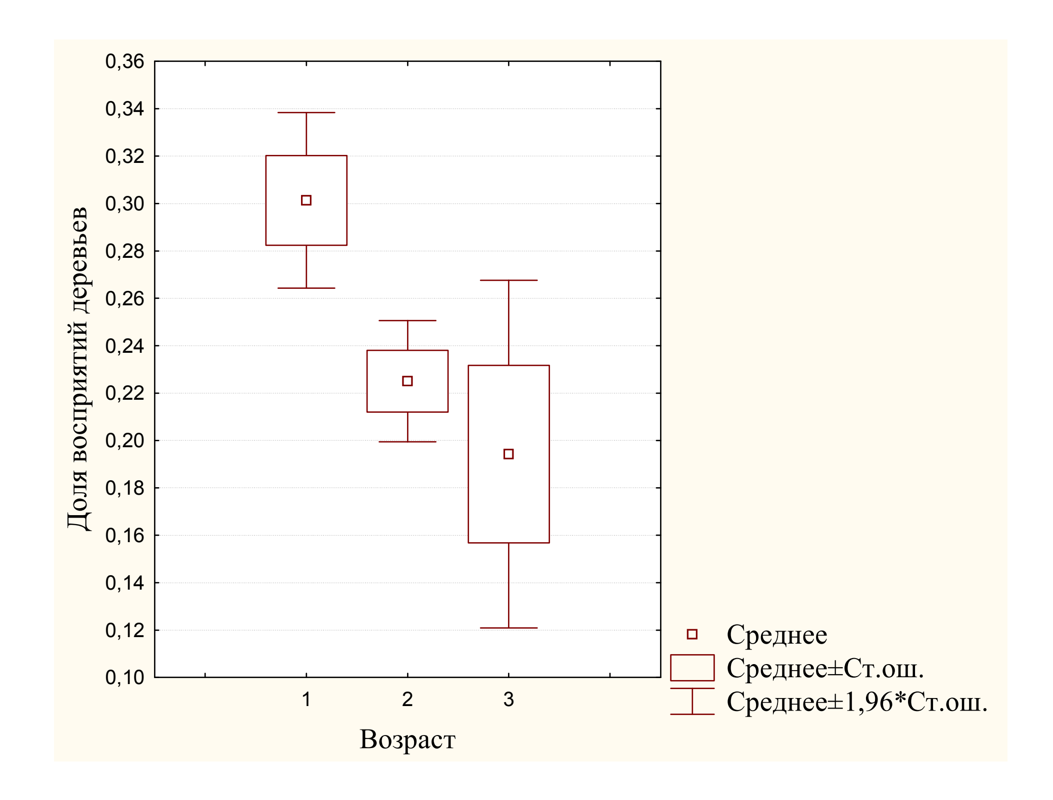


Рис 32. Доля восприятий объектов класса «дерево» среди объектов всех классов, в ходе кормопоисковой активности лесных куниц, в зависимости от возраста; *1* – ювенильные, *2* – взрослые, *3* – старше 4 лет. Участок 6.

В антропогенных условиях выбор лесной куницей оптимального участка обитания затрудняется, поскольку различные участки различаются обилием ресурсов (пищевых, защитных – наличием дуплистых деревьев для размножения), и характеризуются различной степенью риска внешней опасности. Животные вынуждены одновременно решать две задачи: повышать легкость кормодобычи и снижать степень внешнего риска.

В среде обитания, трансформированной людьми, энергетические затраты лесных куниц на формы поведения, отличающиеся от кормового поиска, выше, в связи с необходимостью большей безопасности (табл. 27). Сам кормовой поиск в антропогенной среде чаще прерывается защитными реакциями (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2013б, 2013д). Даже при высоком количестве кормов, обилие объектов, тревожащих куницу, в том числе, следов обыкновенной лисицы, приводит к формированию у особи защитной установки, при которой любой индифферентный объект воспринимается как потенциально опасный. В результате, куницы чаще заходят на деревья, и вместо поведенческих стереотипов, «экономных» по числу движений, генерируют реакции, отличающиеся их повышенным количеством (табл. 27). У особей формируется тревожное, неадаптивное поведение, насыщенное

реакциями вынужденного, а не прагматического характера (Владимирова, Мозговой, 2010а). В этой ситуации, снижение риска, достигаемое лесными куницами с помощью перемещений, приуроченных к деревьям, по-видимому, имеет не меньшее значение, чем достижение высокой продуктивности кормового поиска.

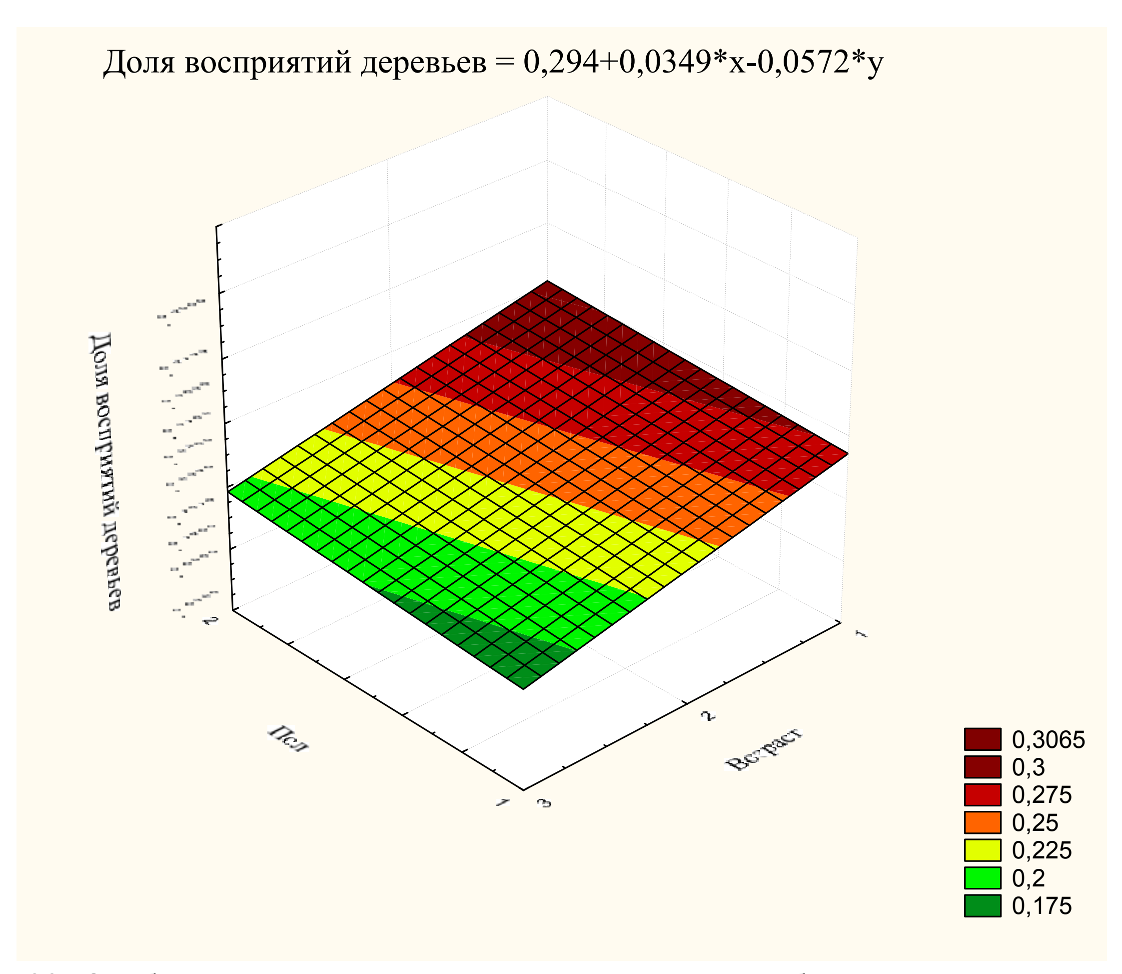


Рис 33. Особенности восприятий лесными куницами объектов класса «дерево», выявленные на основании анализа 84 четырехсотметровых дистанций жировочных следов. По осям отложено: *x* – возраст (*1* – ювенильные, *2* – взрослые, *3* – старше 4 лет), *y* – пол (*1* – самцы, *2* – самки); *z* – доля восприятий объектов класса «дерево». Участок 6.

Ориентация активности по одним и тем же тропам, локализованным в лесу и по лесолуговым экотонам, позволяет лесным куницам уменьшить степень риска, исходящую от среды, преобразованной антропогеном, а также снизить число защитных реакций. Поскольку рыжие полевки обитают, главным образом, по границам лесных биоценозов, перемещение куниц поблизости от деревьев повышает продуктивность кормодобычи. Результативность кормопоисковой активности лесной куницы зависит от наличия древесной растительности вблизи стаций кормового поиска. Ориентация на деревья, осуществляемая лесной куницей по ходу кормового поиска постоянно,

повышает его продуктивность и безопасность, а также подавляет состояние тревожности, вызванное усилением воздействия антропогенного фактора (Мозговой, 2005а; Владимирова, 2013д). При отсутствии деревьев в поведении лесных куниц начинает преобладать осторожность, подавляя исследовательскую мотивацию (Владимирова, Мозговой, 2010а).

Таким образом, лесные куницы сочетают в одной последовательности реакций, реализованной возле деревьев, разные компоненты адаптивного поведения: защитный, кормопоисковый и ориентировочный.

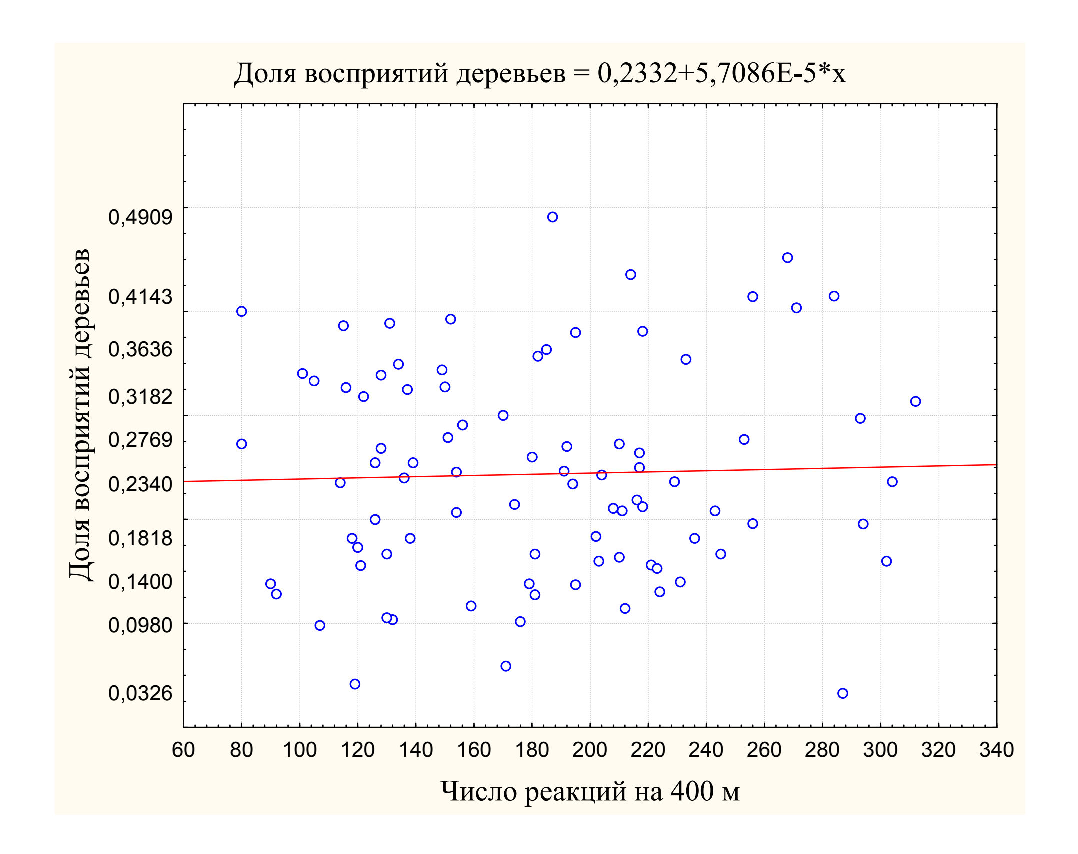


Рис. 34. Диаграмма рассеяния, отражающая независимость доли восприятия объектов класса «дерево» от интенсивности двигательной активности, выраженной числом реакций, произведенных особью при прохождении четырехсотметровой дистанции следов

3. Влияние антропогенной деградации леса на исчезновение лесной куницы. С понижением бонитета угодий численность лесной куницы падает (Гептнер и др., 1967; Граков, 1981 и др.). На большинстве исследованных территорий (табл. 16) лесная куница находится на грани исчезновения, что связывается с ростом влияния антропогенного фактора (Мозговой, Мозговая, 1997; Захаров, Жигарев, 2005; Филипьечев, 2006; Шуйская и др., 2007 и др.).

Проведенное исследование показало, что более 70 % следов лесной куницы, обитающей на границе разорванного кружевного ареала, проходящей по Среднему Поволжью и северу Нижнего Поволжья (Гептнер и др., 1967),

локализовано по краям лесных массивов или небольших участков леса. При усилении антропогенного влияния, этот показатель уменьшался, за счет удлинения переходов по открытой местности, совершаемых лесными куницами между кормовыми участками, одновременно отвечающими требованиям безопасности и высокой кормности.

Для выживания лесных куниц имеет значение не сам по себе факт произрастания древесной растительности, а сохранение полноценного леса, с разновозрастным древостоем, развитым кустарниковым ярусом, подростом, опушками и травостоем, наличием валежника, ветровала, старых дуплистых деревьев. Когда на исследуемой территории общая площадь таких участков леса, пригодных для кормопоискового поведения и размножения лесной куницы, падала ниже критического уровня, куница с данной территории исчезала.

Определено количественное соотношение площадей облесенных территорий, не пригодных для безопасного кормового поиска лесной куницы (но в начальные годы исследования – пригодных), и пригодных. Выводы о пригодности территории для жировки лесной куницы делали при наличии следов кормопоиского поведения. По облесенным территориям, имеющим площадь S_1 и покинутым куницей, и близлежащим территориям, имеющим площадь S_2, на которых куница еще обитает и кормится, был проведен расчет коэффициента деградации местообитаний лесной куницы, $K = \frac{S_1}{S_1 + S_2}$.

Площади облесенных территорий S_1 и S_2 рассчитывались наложением мелкоячеистой прямоугольной сетки на крупномасштабные карты участков, почерпнутые в *Yandex*. Коэффициент деградации местообитаний, варьирующий от 0 до 1, проявляет чувствительность к фактору «общая лесопокрытость территории». Основной причиной, по которой лесные куницы переставали использовать для жировок территории (площадью S_1), покрытые лесом, имеющиеся на исследованных участках (табл. 16), является общее увеличение антропогенной нагрузки и деградация лесного массива.

Так, на территории площадью S_1, покинутой лесными куницами на участке 1, наблюдалась вырубка кустарникового яруса леса и древесного подроста, возведение построек, устройство машинно-тракторной станции (K = 0,12). Также на исследованных участках наблюдались: последствия пожаров (участок 2, K = 0,05); отдаленные последствия вырубки леса на территории, прилегающей к пойме, обострившиеся усилением транспортной нагрузки на дороги, пересекающие пути переходов куниц (участок 3, K = 0,45); появление новых проселочных дорог, выпас скота (участок 4, K = 0,04). Отмечены: усиление рекреационной нагрузки, уничтожение старых деревьев, пригодных для обустройства выводковых убежищ (участок 5, K = 0,34); электрификация

рекреационной территории, значительно увеличившая ее разностороннюю эксплуатацию, появление снегоходного транспорта, разведение кострищ, вытаптывание травостоя (участок 6, *К* = 0,25); разрастание свалок строительного мусора, усиление транспортной нагрузки, сопровождающееся сдачей части леса в аренду и частичной вырубкой древостоя, кустарникового яруса, древесного подроста и опушечной растительности (участок 7, *К* = 0,28). Куницы покинули участки 3 и 5. Участок 7 находится под угрозой исчезновения куницы, которая здесь пока ещё сохраняется из-за высокой общей лесопокрытости территории (85 %) (табл. 16), а также наличия глухих оврагов, недоступных для людей.

Проведенные расчеты позволяют предположить, что в облесенных речных поймах рек средневолжского бассейна, подверженных антропогенной нагрузке, при деградации четвертой – третьей части площади лесных насаждений, ранее используемых лесной куницей, она исчезает с данной территории. Исчезновению лесной куницы способствует общая низкая (ниже 35 %) лесопокрытость пойм.

Таким образом, в экологии лесной куницы роль полноценных лесных биоценозов, как и отдельных деревьев, значительна: во всех наблюдаемых случаях исчезновения следов лесных куниц данное явление сопровождалось деградацией леса, вырубкой деревьев, уничтожением подроста, подлеска, опушечной растительности, а также гибелью отдельных перестойных древесных стволов, – на территориях, где в предшествующие годы следы лесной куницы были отмечены.

Эколого-этологические стратегии лесных куниц представляют собой устойчивые стереотипы поведения, направленные на использование древесной растительности. В среднем, каждый четвертый-пятый объект, воспринятый лесной куницей в ходе кормопоисковой активности и при переходах к другому кормовому участку, представляет собой дерево.

Наличие полноценных лесных насаждений способствует меньшей зависимости лесных куниц от негативных техногенных и антропогенных факторов, действующих в среде обитания. Высокая общая лесопокрытость пойм позволяет лесной кунице выживать на границе кружевного ареала при интенсивной антропогенной трансформации территории. Адаптация лесной куницы к обитанию в среде, значительно подверженной антропогенному фактору, возможна только при сохранении лесной растительности.

4.5. Зимняя экология лесной куницы в Рождественской пойме р. Волги

Особенности зимней экологии лесной куницы, обитающей в Рождественской пойме р. Волги. Численность и демографический состав

населения, распределение следов по угодьям, участки обитания и убежища, особенности кормового и территориального поведения, реакции на объекты естественного и антропогенного происхождения, взаимодействие с гетероспецификами

Целью данной работы (Владимирова, Мозговой, 2010б) было изучение экологических особенностей, способствующих выживанию лесной куницы в неблагоприятных антропогенных условиях волжской поймы. Скрытый образ жизни, предпочтение спелых лесных массивов, избегание открытых стаций при выборе пути обостряют проблему выживания лесной куницы вблизи населенных пунктов (Гептнер, 1967). Сведение леса неблагоприятно для нее (Захаров, Жигарев, 2003), особенно на периферии ареала (Асписов, 1973). С другой стороны, экологическая пластичность, знание территории, использование защитных свойств местности предполагают возможность обитания куниц в лесных угодьях, умеренно трансформированных человеком (Соколов, Рожнов, 1979; Граков, 1981; Мозговой и др., 1998).

С 1983 по 2008 гг. изучали зимнюю приспособительную активность лесной куницы в волжской пойме напротив г. Самара (рис. 35). Лес занимает около 65 % этой территории общей площадью 2400 *га.*

Угодья посещали не реже двух раз в месяц, с начала января по середину марта. Использовались материалы зимних троплений (табл. 28) (Формозов, 1959). Пол куниц определяли по положению мочевой точки, предположительный возраст (сеголетки или взрослые) – по размерам отпечатков лап и общему характеру поведения. Подробно исследовали 30 % встреченных следов (проводили детальное тропление и картирование). В работе использованы авторские материалы 32 троплений следов самцов лесной куницы и 49 – самок.

За исключением зимних сезонов, когда следов обнаружено не было, с января до середины марта в 1983 – 2008 гг. на этой территории одновременно обитали от одной до пяти особей, всего, как минимум, 21 самка и 10 самцов (рис. 36). Обнаружение следов после отсутствия в предыдущий зимний сезон позволяет предположить, что куница приходит в исследуемые угодья из других биотопов, возможно, из Жигулевского заповедника, лежащего выше по течению р. Волга. За 26 лет наблюдалось 8 таких случаев (5 самок и 3 самца).

Преобладание следов взрослых самок, при недостатке половозрелых самцов и сеголеток – знаки низкой численности лесной куницы и ее перепромысла (Граков, 1981). На исследованной территории падение численности куниц сопровождалось ростом антропогенной нагрузки: количество кострищ, дорог, следов техники увеличилось в 5–7 раз, заборов – в 15 раз; вновь появилось по 2–3 вырубки, 3–4 свалки мусора, 2–5 следов снегоходов на 3 *км* учетного маршрута.



Рис. 35. Левобережная Рождественская пойма, отделенная от г. Самара руслом Волги шириной около 2000 *м*. Цифрами (1–4) обозначены участки, отличающиеся по экологическим условиям, существенным для обитания лесной куницы. Наиболее благоприятные угодья отмечены пунктиром

1. Встречаемость следов в различных участках поймы. За 26 лет исследования следы лесной куницы были встречены на всех четырех участках поймы с разной частотой (рис. 37). Максимальная встречаемость следов отмечена на участке № 1 (63,3 %), что объясняется высокой кормностью, безопасностью угодий и разнообразием микростаций (табл. 29). Здесь находятся незатопляемые лесные гривы, имеются озера, протоки, остров; заросли краснотала и рогоза чередуются с кочкарником, произрастают луга, осинники. После паводка мышевидные грызуны концентрируются на повышенных местах, что способствует выкармливанию куницами потомства. Плотность следов составила здесь 0,2 – 0,4 следа на 10 *км* маршрута.

Таблица 28

Характеристика полевого материала по зимней экологии лесной куницы в Рождественской пойме р. Волга*

Годы	Состояние населения лесной куницы в данный период времени	Число встреч следов куниц	Количество наблюдаемых особей	Число проведен-ных троплений	Пройдено по следам куниц, *км*	Вытроплено детально, *км*
1983-1987	Средняя численность (1 – 3 особи на 1000 *га*)	126	14	43	213	108
1988-1998	Низкая численность (следы куниц в зимний период года обнаружены не были или, в отдельные годы, 0,3 – 1 особь на 1000 *га*)	95	7	22	106	54
1999-2008	Низкая численность (отсутствие следов или 0,3 – 1 особь на 1000 *га*)	52	10	16	78	61
Всего		273	31	81	397	223

* В 1983 – 1993 гг. сбор материала осуществлялся только Д. П. Мозговым

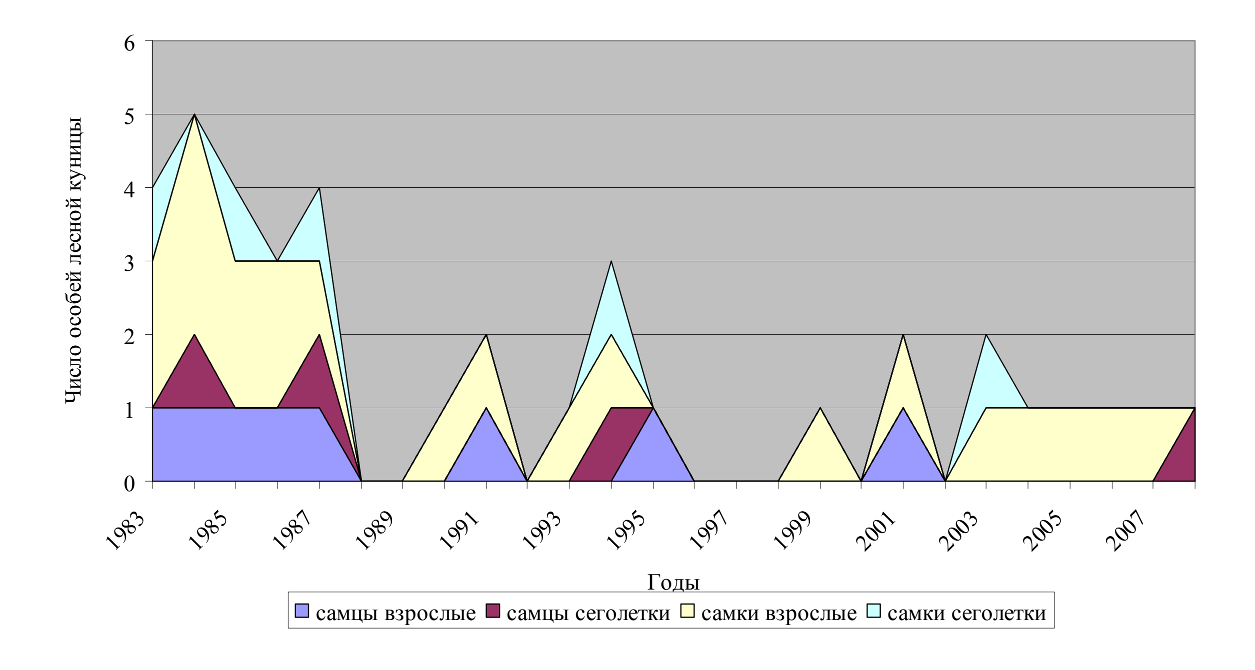


Рис. 36. Демографическая характеристика населения лесной куницы, обитающей в пойме р. Волга напротив г. Самара, в январе–марте. Некоторые особи наблюдались 2–4 года.

Менее благоприятными для куниц оказались интенсивно эксплуатируемые людьми участки № 2 – 4 (36,7 % встреч следов). На участке № 2 имеются

островки леса; в предыдущие годы здесь на зиму оставались стога сена, часто посещаемые лисицами и изредка – самцами горностая и куницы. Сейчас здесь проложена линия электропередач и дорога, построена машинно-тракторная станция. Участок № 3 посещается людьми реже, чем участок № 2, но леса здесь мало. Следы лесной куницы встречались на участках № 2 и 3 с плотностью 0,1 – 0,2 следа на 10 *км* маршрута. Участок № 4, поросший тальником, осокорником и ивой белой, в связи с рекреационной застройкой испытывает в настоящее время нагрузку, несовместимую с обитанием куниц, хотя до 1996 г. посещался ими (0,05 – 0,1 следов на 10 *км* маршрута). Кроме того, значительная часть побережья Волги здесь характеризуется несформировавшейся растительностью (Матвеев В. И., 1990), что неблагоприятно для питания мышевидных грызунов – основных кормовых объектов куницы лесной. По мере роста антропогенного фактора и снижения численности куницы стали чаще посещать менее благоприятные участки (табл. 29, рис. 37), видимо, в поисках следов конспецификов.

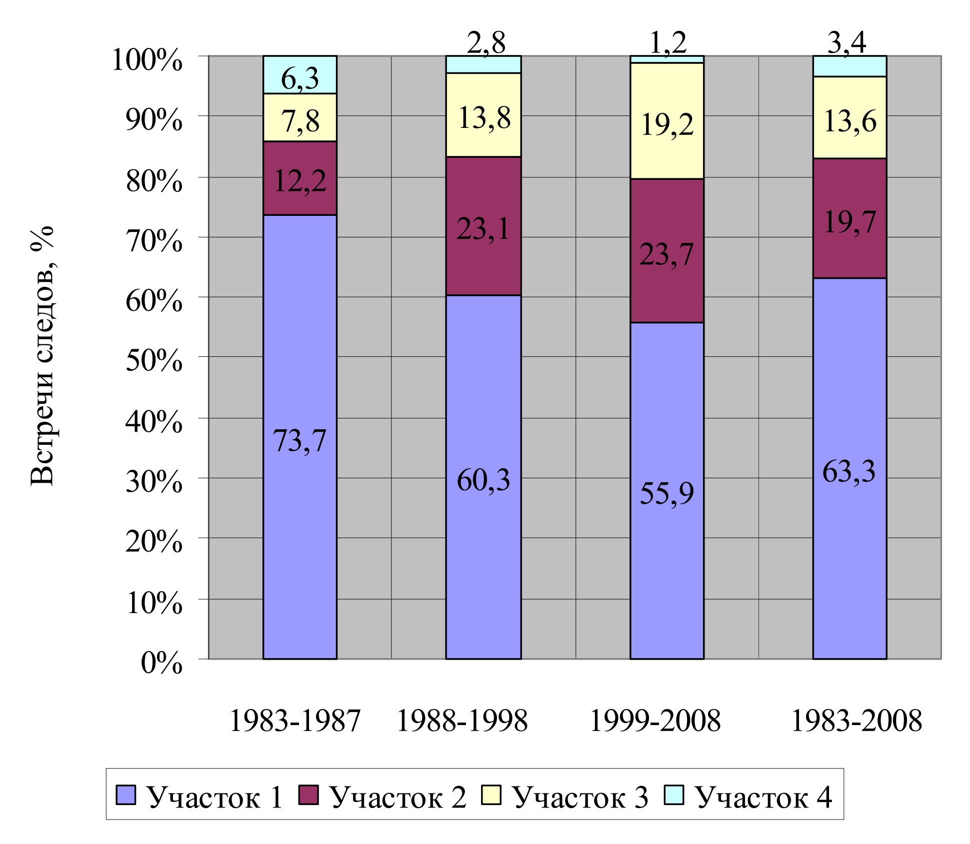


Рис. 37. Встречаемость следов лесной куницы на различных участках Рождественской поймы в январе-марте 1983 – 2008 гг., на основании анализа 273 встреч следов. Характеристика участков дана в тексте.

Таблица 29

Встречаемость следов лесной куницы по участкам Рождественской поймы р. Волги в 1983–2008 гг., статистические характеристики

Сравниваемые показатели	Метод сравнения	*N*	Значение критерия, *P*	Оценка полученного результата
Встречаемость сле-дов по каждому из четырех участков поймы	*H*- критерий Краскела-Уоллиса	104	19.4 0,002	Уровень признака «встречаемость следов по участкам поймы» изменяется при переходе от одного участка к другому
Встречаемость сле-дов на первом и остальных участках	*U*- критерий Манна-Уитни	104	587.0 0,001	Встречаемость следов на участке 1 достоверно выше встречаемости следов на всех остальных участках поймы, взятых вместе
Суммарная относительная встречаемость следов на 2 и 3 участках поймы, за годы умеренной и высокой антропогенной нагрузки	*U*- критерий Манна-Уитни	18	1.5 0,009	С повышением антропогенной нагрузки, население лесной куницы поймы стало достоверно чаще, в долевом отношении, использовать территории участков 2 и 3

2. Особенности кормопоисковой и территориальной активности. Лесная куница оставляла жировочные следы, главным образом, на возвышенных участках по окраинам дубрав. Переходы куницы совершали по различным стациям, включая открытые, используя защитные возможности рельефа и растительности: по склонам балок, между островками тальника, вдоль валежин, кустов, зарослей бурьяна. Куницы пользовались одними и теми же маршрутами много лет.

Различали кормовое поведение и переход на другой кормовой участок. При переходах куница идет напрямую (повороты и изгибы пути, если таковые имеются, соответствуют защитным условиям местности), взбирается на деревья. В поисках мышевидных куница перемещается зигзагообразно с подветренной стороны кустов и склонов, по ровному месту – широким «челноком», по пересеченному рельефу – более узким. Отмечали число заходов на деревья и продолжительность верхового хода, которые у куниц данной

местности в 2-4 раза выше показателей, указанных в литературе (Асписов, 1973; Граков, 1981 и др.) (табл. 30).

3. Участок обитания и убежища. Участок обитания состоял из двух – трех кормовых территорий, связанных переходами (рис. 38). Отдельные жировочные участки в составе одной кормовой территории посещались поочередно, с отдыхом на дневной лежке. Перемена погоды чаще сопровождалась переходом, чем использованием этой же территории. Один жировочный участок куница обходила за один раз, в ночное или сумеречное время, как правило, по замкнутому маршруту. В период ложного гона (февраль-март), самцы кормились и дневали на участках самок, ходили по их постоянным маршрутам.

На дневку и самцы и самки устраивались на окраинах леса или поблизости от отдельно растущих групп деревьев. Для отдыха использовались полусваленный дуб, подснежная валежина осокоря, гайно белки на тополе, захламленные заросли кустарника, скрытое ветками углубление в дерне.

Обычно в период ложного гона суточный ход лесной куницы увеличивается, а индивидуальные участки – расширяются (Граков, 1981; Владимирова, 2011а). В волжской пойме наблюдалось сокращение участков обитания куниц после установления ледовой транспортной переправы (февраль – март). Куницы переставали пользоваться некоторыми жировочными участками, укорачивали маршруты, оставаясь активными в угодьях, недоступных для транспорта. Это объясняется резким сезонным возрастанием антропогенной нагрузки.

4. Кормовое поведение и взаимодействие с гетероспецификами. Основным кормом лесной куницы в Рождественской пойме являются мышевидные грызуны. Самцы проходили за одну кормежку до 5 *км*, самки – меньше, но доля кормового поведения в составе суточной активности была выше у самок (табл. 30). Гибель грызунов после длительного паводка приводила к интенсификации использования дополнительных и ситуативных кормов: число попыток охоты на птиц увеличивалось в 2 – 2,5 раза, возрастало количество задиров коры на пнях в поисках личинок жуков-ксилофагов, чаще обычного куницы поднимались на деревья с вороньими и сорочьими гнездами (14 троплений). Переходя на другую кормовую территорию по лесистому берегу протоки, куницы исследовали «кормовые столики» норок и ондатр, расположенные в прикорневой полости осокорей, на которых оставались раковины моллюсков и панцири раков. Угодья, предпочитаемые горностаем (пойменный луг, заросли рогоза), куницы проходили большими прыжками.

Таблица 30

Некоторые особенности суточной активности лесной куницы в Рождественской пойме (январь – март 1983–2008 гг.)

Показатель активности	N	Средн.зн. ± ст. ошибка мин.– макс.	Дисперс. стандар. отклонен.	Примечания (тенденции)
Суточный ход особи, *км*	31*	3.9 ± 0,3 0.9 – 8.9	3.3 1.8	В целом, продолжительнее у самцов. Избыток объектов антропогенной природы, на которые реагируют куницы, как правило, приводит к сокращению суточного хода
Переход на другую кормовую территорию, *м*	31*	1272.9 ±142.1 241.0–3060.0	625999.2 791,2	Увеличивается с конца января, особенно у самцов
Число заходов на деревья, на первые 3 *км* после дневки	31*	12.8 ± 1.9 3.0 – 45.0	107.1 10.3	Возрастает после контактов с объектами антропогенной природы, особенно у самок
Продолжительность передвижения по деревьям, в *м* на 3 *км* суточного хода	31*	876.8 ± 101.7 94.0 – 2410.0	320878.4 566.4	В целом, у самок выше. В конце зимы снижается у обоих полов, в связи с накоплением снега на ветвях деревьев
Число мочевых точек, на 3 *км* суточного хода	31*	6.4 ± 0.7 2.0 – 19.0	16.9 4.1	У самцов и взрослых особей – больше, чем у самок и сеголеток. Выше среднего при выходе из логова и на границах территории
Число покопок, на 3 *км* суточного хода	31*	58.9 ± 11.7 6.0 – 195.0	2466.0 49.6	Варьирует в зависимости от формы поведения (максимум – при жировках, минимум – на пути возле логова), от кормности участка и успешности предшествующего мышкования
Число ориентировочных реакций у взрослых особей, на 3 *км* суточного хода	18**	68.8 ± 6.0 28.0–113.0	657.4 25.6	Следов ориентировочных реакций больше на входном пути у логова. При переходах их меньше, чем при жировках, поскольку в первом случае векторы направленного передвижения – длиннее
Продолжительность хода по следам лисиц у взрослых особей, *м* на 3 *км* хода	18**	79.54 ± 12.4 20.0 – 167.0	2782.6 52.7	Варьирует в зависимости от частоты встречаемости следов лисиц

Продолжительность хода по лыжне у взрослых особей, *м* на 3 *км* хода	18**	50.2 ± 5.9 2.0 – 129	1011.9 31.8	Данный показатель, по-видимому, зависит от характера снежного покрова и специфики питания особи. Недавно появившейся лыжни куницы опасаются, ходят по старым лыжням
Продолжительность жировки в составе суточной активности в %, самки	20	76.9±7.2 25.7-100	912.1 32.7	Жировали преимущественно на дренированных окраинах дубового леса. Участки постоянной добычи корма у разных самок никогда не перекрывались, причем из года в год самки пребывали в одних и тех же местах, где располагались выводковые убежища.
Продолжительность жировки в составе суточной активности в %, самцы	10	56.1±8.9 17.3-100	493.2 22.1	Более широкий репертуар жировочных стаций, по сравнению с самками. Изредка мышковали с небольшим перекрыванием жировочных маршрутов разных особей.

* Самцов – 10, самок – 21
** Самцов – 6, самок – 12

Жировочный челнок лесной куницы был шире, чем видимый в начале зимы жировочный челнок ласки, переходы между детально обследуемыми микростациями – короче, чем переходы мышкующей лисицы. Таким образом, лесная куница исследует угодья менее детально, чем ласка, но детальнее, чем лисица.

Сокращение пойменного населения лесной куницы связывается также с ростом численности лисицы обыкновенной. До 1985 г. на 3 *км* маршрута в январе встречалось 0–1 свежих следов лисицы, начиная с 90-х гг. – 1–4 следа и больше. Взаимодействие лесной куницы и обыкновенной лисицы неоднозначно. Куницы перемещаются через дороги и лыжни по следам лисиц, что позволяет назвать их ситуативными комменсалами лисиц. В годы возросшей численности лисиц куницы стали реагировать на их свежие следы негативно, особенно после 4–7 встреч подряд: прекращали кормовое поведение, метались, уходили с грунта на деревья. В период ранневесеннего оживления наблюдается иная картина: при низкой численности самцов своего вида самки куниц реагируют на следы самцов лисиц как на следы самцов куниц – идут по ним, оставляют мочевые точки, волочат брюшко.

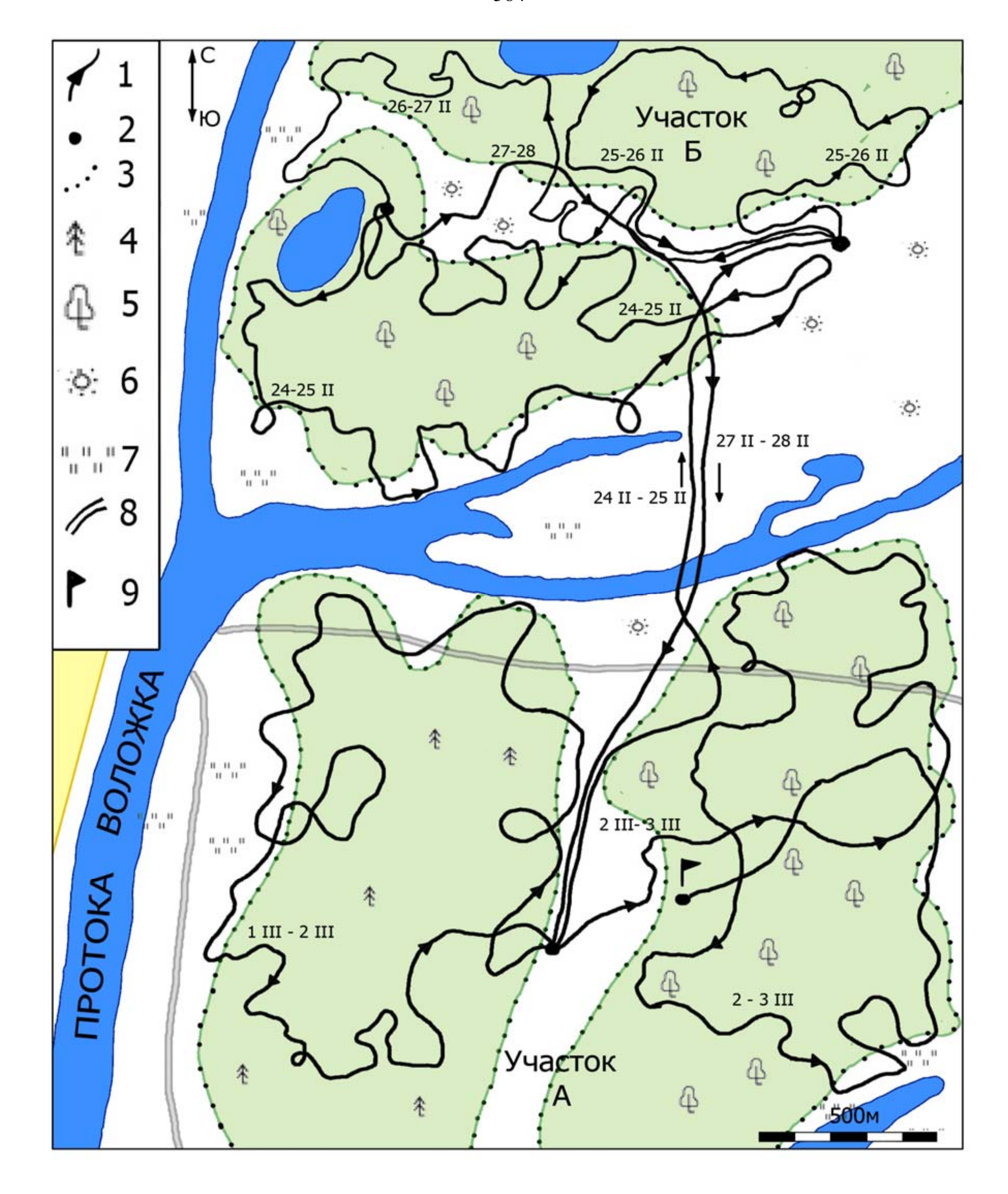


Рис. 38. Схема перемещений и суточных ходов взрослой самки лесной куницы за период с 24.II по 3.III 1993 г. На участке А, отделенном от участка Б в летнее время года протокой, куница проявляла активность с 19.II по 24.II. После большого снегопада и последовавшей за ним оттепели перешла на северную кормовую территорию (участок Б), где обитала с 24.II по 27.II. В ночь с 27.II на 28.II куница вновь перешла на участок А и до 01.III находилась в выводковом убежище. Условные обозначения: 1 – суточный ход и его направление; 2 – места дневок; 3 – границы лесных стаций; 4 – сосновые насаждения; 5 – дубрава; 6 – кустарник; 7 – луг; 8 – дорога; 9 – конец тропления.

Исследование субпопуляции лесной куницы, населяющей Рождественскую пойму Волги, было продолжено в 2008 – 2014 годах.

В начале сезона троплений обнаруживали следы небольших куниц (вероятно, сеголеток) на участке 4 (рис. 35). Для этого участка характерны следующие признаки: пересеченный рельеф, территория, поросшая лесом из осины, вяза и осокоря, с летними домиками и рудеральной растительностью. Участок густо населен лесными, луговыми и синантропными мышевидными. В 2008 – 2012 г. участок 4 (рис. 35) «контролировался» стаей собак. Куницы проявляли здесь повышенное количество ориентировочных реакций, перемещались по краю овражков и балок, поднимались на возвышения грунта у опор ЛЭП, в 2 – 3 раза чаще обычного заходили на основания деревьев, ходили по высокой обочине грунтовой дороги, проложенной вдоль просеки, захламленной не вывезенной древесиной, поросшей кустарником.

До 2014 г., в конце ранневесеннего сезона следов постоянного присутствия куниц на юго-восточном краю Рождественской поймы не находили, возможно, из-за резкого роста антропогенного фактора в 1996 – 2008 годах, засухи лета 2010 года и обитания стаи полудиких собак в 2008 – 2012 годах. В феврале – марте 1996 – 2012 гг. (не каждый год) участок 4 (рис. 35) пересекали следы крупных куниц. Взрослые особи лесных куниц (предположительно, самцы) проходили на скоростном ходу эту территорию, значительно трансформированную людьми. В феврале – марте 2014 г., после двадцатилетнего ранневесеннего отсутствия, на участке 4 были неоднократно обнаружены следы использования участка в кормовых целях и для дневного отдыха двумя особями лесной куницы разных размеров, предположительно, самкой и самцом (фото 12, 17, 18, 21).

По всей территории Рожественской поймы снегопад приводил к замиранию активности куниц на несколько суток: более продолжительной, до 4-х суток, – после обильного снегопада, на 2-е сутки – после небольшого. По свежему снегу куницы проявляли повышенную активность, причем, не только кормовую, но и территориальную, по обходу периметров участков, с мечением. При смене ветра в большинстве случаев наблюдалась перемена кормового участка. У каждой особи было «наработано» по два разных пути перехода к другому участку, приводящих к его противоположным краям, так, чтобы последующее направление жировки было ориентировано против ветра (или в полветра). Максимальное время отсутствия самки на индивидуальном кормовом участке (участок 1, рис. 35) составило более 5 недель (с 28. 01. по 11. 03. 12 г.), после чего на участке появились следы двух особей – самки и самца.

Прежде чем выйти на переход по открытому месту, куницы шли краем леса, ориентировались в сторону, противоположную направлению будущего хода, после чего меняли направление локомоции и шли к другому кормовому участку. Все взрослые и большинство молодых куниц заходили на лежку, запутывая

следы (фото 26). Обычно куница проходила «транзитом» мимо места будущей лежки длинными векторами прямолинейной локомоции, по грунту, порой – под упавшими стволами деревьев. После чего в 5–30 *м* от лежки куница делала петлю со сдвойкой следа (круглую или овальную, 3–10 *м* диаметром, вокруг дерева или группы деревьев), или шла широким полукругом, возвращаясь на место лежки с противоположной стороны. Куницы отдыхали в дуплах старых деревьев, в густых кустах, замусоренных ветками и бревнами, на прибрежных склонах, в расселинах грунта, скрытых кустами и древесной порослью, а также под упавшими осокорями, ветви которых, покрытые снегом, формировали ниши (в дуплах двух осокорей, прежде чем они упали, были выводковые убежища куниц). Часто куницы заходили в убежище, минуя его по верху, пройдя под снегом расстояние до 15 *м*, со стороны, противоположной приходу.

Плодоносящие сосновые лесопосадки самки куниц не использовали, а самцы – изредка, заходя в посадку в постоянном месте, проходя вдоль рядка до 120 *м*, ориентируясь на одну сторону. В отличие от лисиц, куницы не заходили в сосновые лесопосадки накануне ветреной погоды на сутки – трое. Для поведения куниц Рождественской пойменной субпопуляции не характерна дневная активность, встречающаяся в поведении лисиц, горностаев, ласок и лесных хорьков. Куницы избегают ходить по своим участкам после того, как они пострадали от огня. Такие территории начинают использовать куницы новых поколений, перемещаясь по краю гарей на 3–5 год после низового пожара.

В отношении лесных куниц, обитавших в Самарских окрестностях (табл. 9 – 11), исследована специфика распределения следов, связанная с половой принадлежностью. Известно, что самок лесных куниц отличает тяготение к наиболее кормным, лесистым и безопасным участкам (Граков, 1981 и др.). Особенно ярко эта тенденция прослеживалась в Рождественской пойме (табл. 31). При жировках и переходах самки придерживались угодий с высокими защитными свойствами. Самцы, в отличие от самок, ходили по пойме шире, не избегая открытых стаций (табл. 31). В пригородной дубраве следы самок и самцов приходились, главным образом, на участки леса, произрастающего в местности с пересеченным рельефом. Различий в стациальном распределении следов, связанных с полом, здесь выявлено не было, что объясняется экологической однородностью и высокими защитными свойствами угодий (19 троплений).

Особенности распределения следов куниц разного пола по стациям поймы объясняются спецификой функциональной структуры поведения, отличающейся у самцов и самок, а также склонностью самок к верховому ходу при встречах с объектами антропогенного происхождения. На обоих участках, и в пойме, и дубраве, доля следов кормопоискового поведения в суточной активности была выше у самок (30 троплений), а доля следов перехода на другой кормовой участок – у самцов (30 троплений).

Таблица 31

Использование стаций Рождественской поймы лесной куницей в январе-марте 1993 – 2014 гг.

№	Стации	Функциональное использование		Использование половой группой	
		Жировка	Переход	Самцы	Самки
1	Окраины перестойных дубрав, переходящие в редколесье	Обычно	Единично	Обычно	Обычно
2	Мелколесье на возвышенностях (вяз, дуб, тополь белый)	Обычно	Единично	Обычно	Обычно
3	Разнотравные поляны и кустарник на возвышенностях	Редко	Редко	Редко	Единично
4	Сосновые посадки	Обычно	Единично	Обычно	Редко
5	Осинник	Обычно	Обычно	Редко	Единично
6	Кустарниковая пойма	Единично	Редко	Редко	Единично
7	Пойменный луг	Единично	Редко	Редко	Единично
8	Лес по берегам водоемов (осокорь, ива белая, ольха)	Обычно	Обычно	Обычно	Редко
9	Центральная часть дубрав, произрастающих на гривах	Единично	Редко	Единично	Редко
10	Заболоченный берег, заросли рогоза	Единично	Редко	Редко	Редко
11	Замерзшие поверхности водоемов	Единично	Редко	Редко	Единично
12	Краснотал (заросли ивы лозной)	Редко	Единично	Редко	Единично
13	Песчаные отмели	Единично	Редко	Редко	Редко

Мозаичное распределение лучших куньих угодий наблюдалось на обоих участках (табл. 9 – 11). В Рождественской пойме куницы обоего пола отдавали предпочтение дренированным окраинам дубового леса, в пригородном лесу левобережья – пологим склонам оврагов, поросшим деревьями, расположенным в удалении от дорог и тропинок. Следы переходов двух самцов, одновременно обитавших на исследованных территориях, обнаруживались в одних и тех же местах (5 случаев на 9 троплений). Для самок такая особенность использования территории была отмечена только 1 раз на 12 троплений. У самок участки постоянной добычи корма никогда не перекрывались, причем из года в год самки пребывали в одних и тех же местах, где располагались выводковые убежища. Самцы изредка мышковали с небольшим перекрыванием жировочных маршрутов – в сосновых посадках, завалах бурелома, на вырубках, захламленных поваленным лесом.

И в Рождественской пойме, и в левобережной дубраве, самки пользовались 3-4 постоянными убежищами, включая выводковое логово (57 троплений). У

самцов было 5-7 убежищ (41 тропление), включая убежища самок, которые самцы использовали в период ложного гона, проявляя в это время активность на участках обитания самок или поблизости (14 троплений). Самки чаще самцов оставались в убежищах на сутки и более: после удачной охоты, обильного снегопада, во время сильного мороза и ветра. Отсутствие активности более 4-х суток подряд не наблюдали ни у самцов, ни у самок. Выходные следы от мест отдыха, в расчете на 10 суток активности, могли у самцов отсутствовать до 3 суток, у самок – до 5 суток.

Численность грызунов, составляющих в Самарской области основу кормовой базы лесной куницы (рыжая полевка, мышь желтогорлая, серая полевка, мышь лесная), значительно изменяется по месяцам одного сезона года и годам (Дюжаева, 1982; Коротаев, 1986 и др.), причем в Рождественской пойме «работает» дополнительный регуляторный фактор – паводковый режим. К сожалению, нет достаточных данных для статистически достоверной характеристики трофических предпочтений самцов и самок лесной куницы по видам мышевидных грызунов, если таковые имеются. Вероятно, лесные виды поедаются самками чаще, чем самцами, поскольку последние меньше придерживаются лесопокрытых биотопов. По-видимому, при передвижении по деревьям самки чаще самцов реагируют на птиц как на пищевой объект. Было выявлено, что при поисках корма на грунте самки в 1.5–2 раза чаще самцов заходят на колоды, поднимаются на пни, посещают дупла, совершают «нырки» под снег, делают попытки охоты на воробьиных птиц, ночующих в кустарнике (98 троплений).

Браконьерство, возрастание количества дорог, следов транспорта по целине, сокращение числа пригодных выводковых убежищ (в основании деревьев разводят костры) привело к снижению численности куниц и повышению их активности. Ранее было показано, что усиление антропогенного фактора сопровождается увеличением числа элементарных реакций, произведенных лесной куницей на дистанции следов фиксированной протяженности (Мозговой, 1982). (Наблюдались ярко выраженные явления ложного гона, длительные перемещения куниц по второстепенным стациям. По-видимому, эта особенность весеннего оживления активности имела коммуникативное значение при низкой численности населения куниц: самцы, ориентируясь по следам самок, приходили на их участки. Самки при этом интенсивно метили территорию – оставляли мочевые точки, маркировали экскрементами, волочили брюшко).

Реакции самцов и самок лесной куницы на антропогенные объекты отличались. Следы показывали, что длительно существующие и редко эксплуатируемые дороги, тропинки и лыжни куниц не беспокоили. Самки чаще самцов приближались к объектам антропогенной природы против ветра, видимо, ориентируясь при локомоции по запаху, а самцы – визуально, заметив такие объекты издалека. Этот факт объясняется большим значением жировок в

поведении самок, а переходов – в поведении самцов. Вновь появившиеся объекты антропогенного происхождения вызывали у самок реакции страха и избегания При столкновениях со свежими следами людей, собак или транспорта, самки прекращали поиск корма, бежали на большие расстояния, изменяли направление передвижения, после 2-3 встреч с такими объектами уходили на деревья. Самцы «выдерживали» до 5-6 встреч со свежими следами людей и техники без качественной перемены поведения, после чего, подобно самкам, шли грядой на расстояние до 150 *м*. «Свежей» лыжни боялись особи обоих полов.

В целом, самцы относились к объектам антропогенной природы «спокойнее». Некоторые из них ходили по длительно существующей лыжне и мышковали поблизости от нее, посещали оставленные на зиму стога сена и места отдыха людей (пикники, кострища, лунки для подледного лова рыбы), если эти объекты располагались не на открытых местах, а вблизи деревьев или кустов. По-видимому, самцы лесной куницы обучались подобным навыкам, передвигаясь по следам лисиц. В пригородной дубраве самцы повадились мышковать в глухой, захламленной валежником полосе леса шириной около 200 *м*, идущей вдоль кирпичного забора, огораживающего водозаборную территорию.

Подражательное поведение свойственно самкам лесной куницы в большей мере, чем самцам. Самки чаще самцов передвигались по следам кон- и гетероспецификов, проходя по ним до 6 *м*. При передвижении по следам куниц, они, как правило, изменяли собственное мотивационное состояние, синхронизируя его с поведением, наблюдаемым по следам – жировали на следах жировок, проявляли исследовательские реакции, проходя по следам исследовательского поведения, бежали двухчеткой, столкнувшись со следами бегства других куниц. К следам обыкновенной лисицы куницы в разные годы относились по-разному, в зависимости от частоты встреч с ними: при низкой численности лисиц проявляли подражательные реакции, при высокой – изменяли направление передвижения, метили, уходили на деревья. В целом, самцы лесной куницы, по сравнению с самками, «выдерживали» большее число встреч со следами лисиц, не проявляя при этом отрицательные реакции.

В литературе указывалось, что лесная куница не подвержена отрицательному влиянию дорог, лыжней и следов снегоходного транспорта (Корытин, 1988). Подобная картина отмечалась в естественных или умеренно окультуренных биотопах, при условии, что вблизи дорог, лыжней и следов транспорта имелись деревья. Под усиливающимся воздействием антропогена, наблюдаемым в окрестностях г. Самара, куницы обоих полов постепенно переставали пользоваться теми выводковыми убежищами, жировочными участками и привычными маршрутами переходов к другому кормовому участку, вблизи которых появлялись дороги. С. А. Корытин (1986, с. 271) отмечал, что самки и молодые особи лесной куницы при поимке «мало поддаются воздействию стресса» и не пытаются выбраться. Возможно, самкам в большей мере

свойственна генерализация «охранительных адаптаций» (термин С. А. Корытина), а самцам – активная дифференцировка опасности; второе, по мнению автора, свидетельствует о лучшей адаптации животных к антропогенному фактору.

При росте антропогенного воздействия поведенческие различия самцов и самок лесной куницы углубляются. Известно, что антропогенный фактор может изменить соотношение полов в популяциях млекопитающих, дифференцируя по полу интенсивность миграций и смертность (Большаков, 1984). Как оказалось, в антропогенной среде куницы разных полов проявляют разнонаправленные стратегии поведения. Поведение самцов можно назвать менее стереотипным, чем поведение самок: они не избегают контактов с необычными объектами. Самки с большей осторожностью, чем самцы, относятся к следам деятельности человека, а естественные трофические и пространственные ресурсы используют интенсивнее. Самцы в большей мере испытывают неблагоприятные последствия изменения природы человеком, проявляя меньшую избирательность взаимодействий с внешней средой, но это происходит до определенного предела антропогенной нагрузки, после которого их следы обнаружить не удается. Усиление антропогенного фактора приводит к дальнейшему увеличению доли самок в населении лесной куницы.

При наличии кормов и сохранении защитных условий, лесная куница способна адаптироваться к обитанию в пойменных угодьях, умеренно трансформированных действием антропогенного фактора, как это наблюдалось на исследованной территории до середины девяностых годов. Последовавшее снижение численности вызвано возросшим антропогенным воздействием; восстановление численности может служить благоприятным диагностическим признаком результативности экологического мониторинга.

4.6. Экологические связи горностая в Рождественской пойме р. Волги

Относительная численность, распределение следов, климатические предпочтения и трофические связи горностая, обитающего в Рождественской пойме р. Волги. Зависимость численности горностая от численности водяной полевки. Высокие положительные значения индекса биотопической избирательности в использовании горностаем лесных просек, прибрежных лугов и лесо-луговых экотонов. Особенности сосуществования горностая и родентофагов других видов

Биоценотическая роль хищных млекопитающих определяется их способностью воздействовать на состояние и развитие экосистем, – в качестве верхнего звена трофической цепи (Элтон, 1934; Jordán et al., 2012). Ограничивая рост численности травоядных, хищники оказывают влияние на возобновление и продуктивность фитоценозов (Griffin et al., 2008; Sivy et al., 2011), и, в конечном счете, «создают

ландшафты» и «управляют экосистемами» (Estes et al., 2011). Устойчивость и подвижный баланс экосистем обеспечивается, в ряду прочих факторов, разнообразием хищников (Уиттекер, 1980), поскольку разные виды этой группы животных по-своему влияют на численность и распределение живых организмов в составе биогеоценоза (Калабухов, 1935; Schmitz, 2006). Нисходящие эффекты, производимые группой хищников и оказывающие влияние на величину, скорость и направление потоков энергии в невырожденных экосистемах, различаются, – в зависимости от видового состава, демографических характеристик, телесных размеров и кормовой базы плотоядных (Borrvall, Ebenman, 2006; Christiansen, Wroe, 2007; Urban 2007; Bruno, Cardinale, 2008; Martin, Fahring, 2012).

Горностай существенно отличается по своим демографическим и энергетическим признакам от других видов куньих, характерных для Средней полосы России. Так, для популяций горностая свойственны максимальные, среди куньих, размахи критических показателей плотности (Юргенсон, 1968; Soest, Bree, 1970). Несмотря на малые телесные размеры, животные этого вида способны переносить низкие температуры среды обитания (Беглецов, 2001). Такие особенности, как густой мех и высокая подвижность, ярко выраженное хищничество, потенциально широкая кормовая база, в сочетании с приуроченностью горностая к околоводным биотопам, а также рождение детенышей ранней весной свидетельствуют о высоком адаптивном потенциале этого широко распространенного представителя нашей фауны (Гептнер и др., 1967; Насимович, 1977; Беглецов, 2001; Филипьечев, 2006). Способный выносить экстремальные факторы естественной природы, горностай, по-видимому, оказался чувствительным к антропогенному воздействию, поскольку в последние десятилетия повсеместно снизил численность или исчез (Машкин и др., 2009; Большаков, Корытин, 2012; Монахов, 2012). В этой связи, исследование экологии горностая, в частности, биоценотической избирательности местообитаний (табл. 32), представляет особый интерес для зоологической теории и практики экомониторинга.

Особенности движения численности популяций горностая, его климатические предпочтения, биотопическое распределение следов и гетероспецифические отношения остаются изученными недостаточно (Плешак, 1988; Филипьечев, 2006; Sidirivich et al., 2012). Несинхронность популяционной динамики куньих отмечена в литературе (Насимович, 1949; Sidorovich et al., 2008, 2012; Сметкина и др., 2011). Известно, что определяющим фактором экологии хищных млекопитающих выступает трофическая составляющая экологической ниши (Гептнер и др., 1967; Sidorovich et al., 2005, 2008). По всей лесостепи Поволжья видовой состав и плотность населения псовых и куньих, обитающих в поймах рек и ручьев, выше регионального уровня (Гептнер и др., 1967; Григорьев, 1977; Беляченко, 2011). Это объясняется повышенной влажностью пойменных биотопов и, как следствие, удовлетворительным состоянием пойменной растительности, служащей пищей для мышевидных грызунов (табл. 33) (Матвеев В. И., 1990; Шемятихина, 2012). Среди остальных экологических факторов, для горностая имеют значение климатические показатели среды обитания и состояния

популяций конкурентов-гетероспецификов (Беглецов, 2001; Sidorovich et al., 2008). Известно, что на успешность выживания сеголеток горностая влияют погодные условия весны (Беглецов, 2001), хотя в целом, в отношении низких температур, вид обладает выносливостью (Насимович, 1977; Soest, Bree, 1970). Сосуществование млекопитающих-родентофагов, принадлежащих к разным видам, обеспечивается механизмами снижения конкуренции (Насимович, 1949; Соболь…, 1973; Соколов, Рожнов, 1979; Песец… , 1985; Sidorovich et al., 2008; Владимирова, 2012). Экологическая ниша горностая перекрывается, в высокой степени, с нишами ласки и лесной куницы, и, в средней степени, – с нишей обыкновенной лисицы (Филипьечев, 2006; Sidorovich et al., 2008, 2012; Владимирова, 2012). Тем не менее, в Рождественской пойме р. Волги горностай обитает совместно с этими видами животных. В этой связи, сохраняется актуальность исследования зимней экологии горностая, в связи с его трофическими и конкурентными отношениями.

Тропления следов горностая (*Mustela erminea* Linnaeus, 1758), обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* Linnaeus, 1758), лесной куницы *(Martes martes* Linnaeus, 1758) и ласки (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1758) проводили в 1993 – 2012 гг. на территории Рождественской поймы р. Волги. Данные за 1977 – 92 гг. были предоставлены Д.П. Мозговым. Район исследования площадью 2400 *га* посещали 2 – 6 раз в месяц, отмечая сведения биогеоценотического характера, изучали локализацию индивидуальных участков зверей, мест отдыха, перемещения. Угодья, населенные в конце зимы выше названными видами с плотностью от 0.4 – 2.1 особей на 1000 *га* (горностай, куница), до 1.7 – 3.0 особей (ласка, лисица), представляют собой биотопы волжского правобережья. Площадь, занятая лесом, составляет 36.2 % территории Рождественской поймы, водоемами – 9.9 %, открытыми пространствами – 53.9 %. Уровень антропогенной трансформации природы – средний.

Численность горностая, ласки, лесной куницы и обыкновенной лисицы оценивали в конце января, до начала весеннего оживления активности. Подсчеты проводили на вторые (горностай, ласка, лисица) – третьи (куница) сутки после снегопада. Одному баллу соответствовал 0 – 1 локус со свежими следами, на 5 *км* маршрута, проложенного по биотопам, предпочитаемым видом, двум – 2 – 3 локуса, трем – более 3. Шкала относительной численности хищных млекопитающих Рождественской поймы (в баллах, от 1 до 3) была составлена на основании многолетних данных по встречаемости следов. Поскольку маршруты учета сохранялись неизменными, условия были приближены к стационарным. На стационарах квалиметрическая шкала «позволяет получить надежную картину тенденции в динамике численности» (Граков, 2002, с. 196). Случаи отсутствия снегопада в течение 2 – 3 недель, при плотных сугробах, давали возможность дифференцировать низкую численность и низкую активность.

Численность водяной полевки (*Arvicola terrestris* Linnaeus, 1758) оценивали в конце июня, по числу жилых нор на береговых линиях: 1 балл – менее 5 жилых нор на 1000 *м*, 2 балла – 5 – 15, 3 балла – более 15. Численность других видов мелких

мышевидных грызунов оценивали в сухую погоду методом ловчих цилиндров (Охотина, Костенко, 1974). Рыжие полевки (*Myodes glareolus* Schreber, 1780) составляли 80 – 95 % пойманных экземпляров, остальные принадлежали к следующим видам: *Microtus arvalis* Pallas, 1778; *Sylvaemus flavicollis* Melchior, 1834; *Sylvaemus uralensis* Pallas, 1811. Относительная численность мышевидных учитывалась в баллах: 1 балл – 0-1 экз./10 цилиндро-суток, 2 балла – 2-5 экз., 3 балла – выше 5 экз. Летом учитывали число нор и троп грызунов, наблюдали их вечернюю активность, зимой – отмечали количество следов.

Определялась биотопическая избирательность местообитаний горностая (табл. 32). Для этого была проведена классификация биотопов по ценотическому принципу (Сочава, 1963). Использовались собственные материалы по локализации растительности того или иного типа на территории Рождественской поймы. Правильность определения разновидности биотопа и его границ проверялась самарским фитоценологом к. б. н. О. А. Мозговой. Площади биотопов рассчитывались наложением мелкоячеистой прямоугольной сетки на карты территории исследования, взятые в поисковой Интернет-системе *Yandex*. Аналогично были выделены некоторые виды экотонов, рельефогенных и антропогенных стаций, имеющие особое значение для экологии горностая (Юргенсон, 1934). Метеорологические данные, зафиксированные на ближайшей к Рождественской пойме метеостанции, были получены на Интернет-сайтах: «Климатический монитор погоды в Самаре» и «Росгидрометео», www.meteo.ru/climate/temp.php и www.pogoda.ru.net/monitor.php?id.

Степень использования местообитания каждого типа определяли по продолжительности следов, оставленных горностаями, с учетом сдвоек и петель. Данные (см. табл. 32) получены на основании анализа 60 троплений наследов горностаев, по 30 троплений, проведенных в периоды его высокой и невысокой численности. Для каждого периода было исследовано по 20 наследов, свидетельствующих о кормовом поведении особи, оставившей следы (в сумме – около 14 000 *м*), и по 10 следов «жировок», сочетающихся с переходами к другим кормовым участкам или убежищам (15 000 *м*). Для оценки особенностей использования местообитаний использовался индекс избирательности – разность процентных значений использования данного типа местообитания и его наличия, отнесенная к их сумме, *(A-B)/(A+B)* (Sidorovich et al., 2005).

С помощью программы *STATISTICA-6* проведено вычисление попарных корреляций четырех переменных (численности водяной полевки и горностая, суммарные зимние осадки и средние мартовские температуры).

В результате проведенного исследования были получены следующие результаты.

1. Биотопическая избирательность. Соотношение площадей биотопов и стаций различных типов, выявленных в Рождественской пойме, было следующим: поверхности водоемов – 9.9%, разнотравные, злаковые и осоковые луга, произрастающие по берегам водоемов, – 8.1%, кустарниковые и кустарничковые луга по берегам водоемов – 12.0%. Крутые, обнаженные до грунта берега водоемов, с

выступающими корнями деревьев и кустарников и редким травяным покровом – 1.7%. Экотоны по окраинам леса и луга, граничащего с водоемом – 4.4%. Центральные части осинников составили 5.7%, мелколесья – 1.2%, дубравы – 17.3%. Лесные поляны, расположенные между узкими полосками леса на возвышениях, составили 7.0%, просеки в лесу (захламленные древесиной) – 0.2%, сосновые лесопосадки – 0.9%. Луга и травянистые поляны, содержащие высокую долю сорных и однолетних трав, локализованные не по берегам водоемов, составили 13.9%, песчаные и илистые берега, заболоченные участки – 5.2%, ивняки – 3.7%, прибрежные осокорники – 3.7%. Селитебная территория (турбазы, отдельные строения, дворы, огороды, коммуникации, свалки мусора) составила 5.1%.

Таблица 32

Избирательность местообитаний горностаем
(Рождественская пойма р. Волги, 1993 – 2012 гг.)

Тип биотопа (стации), посещаемого горностаем	Распределение следов, в %, индекс избирательности		
	годы низкой и средней численности	годы высокой численности	весь период
1. Кустарниковые и кустарничковые луга по берегам водоемов *	44.5 (0.6)	23.1 (0.3)	33.8 (0.5)
2. Разнотравные, злаковые и осоковые луга по берегам водоемов *	24.2 (0.5)	25.8 (0.5)	25.0 (0.5)
3. Экотоны между лесом и лугом, граничащим с водоемом*	10.8 (0.4)	10.5 (0.4)	10.6 (0.4)
4. Крутые берега водоемов **	6.3 (0.6)	8.0 (0.6)	7.2 (0.6)
5. Лесные поляны, расположенные между участками леса на возвышениях *	-	13.9 (0.3)	6.9 (0.0)
6. Просеки в лесу *	6,5 (0.9)	6.4 (0.9)	6.5 (0.9)
7. Прибрежные осокорники**	2.0 (-0.3)	3.7 (0.0)	2.9 (-0.1)
8. Ивняки **	2.7 (-0.1)	3.9 (0.0)	3.3 (-0.1)
9. Центральные части леса и мелколесья, растущие на возвышениях **	2.1 (-0.7)	3.5 (-0.7)	2.8 (-0.7)
10. Замерзшие поверхности водоемов, песчаные и илистые берега, заболоченные участки**	0.9 (-0.9)	1.2 (-0.9)	1.0 (-0.9)

* – главным образом, следы кормового поведения;

** – в основном, следы переходов.

Территория поймы использовалась горностаем неравномерно. За период исследования следы горностая чаще всего встречались по берегам водоемов, в местах, где вкрапления кустарников перемежаются с луговым крупнотравьем (табл.

32). Судя по высоким положительным значениям индекса избирательности, в снежное время года горностай предпочитает кормиться на лесных просеках (0.9), лугах, локализованных по берегам водоёмов (0.3 – 0.6), а также по лесо-луговым экотонам, граничащим с водоемами (0.3 – 0.5) (табл. 32, фото 33). Горностай избегает замерзших поверхностей водоемов (-0.9), центральных частей лесных массивов (-0.7 – -0.1), прибрежных ивняков и осокорников (-0.3 – -0.1), хотя отдельно стоящие осокори (*Populus nigra* L.), растущие на краю дубравы у берега водоема, использует для дневок. В Рождественской пойме его следов не было обнаружено в сосновых лесопосадках, на травяных полянах, расположенных вдали от водоемов, а также на территориях турбаз.

Таблица 33

Гидрологические показатели весенне-летнего паводка и состояние травянистой растительности в Рождественской пойме р. Волги

Учитываемые показатели	Год проведения исследования						
	2005	2006	2007	2008	2009	2010	2011
Интенсивность и продолжитель-ность паводка	высокий	средний	средний	низкий	средний	средний	высо-кий
Вегетация и плодоношение травянистой растительности*	средние	средние	средние	средние	низкие	низкие	высокие

* По состоянию на конец лета

В годы невысокой и высокой численности горностая локализация его следов отличалась, но индивидуальные участки самок всегда располагались поблизости от участков самцов. (В исследованной субпопуляции горностая, в конце зимы, соотношение самцов и самок обычно составляло 1.5 : 1). В годы высокой численности горностая (1983, 1991, 2012), следы его жировок обнаруживали преимущественно в местах обитания водяной полевки, то есть среди вегетативных зарослей тростника южного (*Phragmites australis* Cav. (Trin ex Steud.), а в годы невысокой – в местах произрастания кустарников, кустарничков и крупнотравья – шиповника майского (*Rosa majalis* Herrm.), дрока красильного (*Genista tinctoria* L.), козлобородника волжского (*Tragopogon volgensis* S. Nikit.), скерды двулетней (*Crepis biennis* L.), латука (молокана) татарского (*Lactuca tatarica* L.), – то есть там, где для мышевидных грызунов было много корма и убежищ. (Правильность определения растений проверена О.А. Мозговой, неоднократно принимавшей участие в полевых выходах). В целом, в годы высокой численности горностаи ходили по пойме

разнообразнее, используя для жировок и переходов дренированные возвышенности, поросшие островками леса с лесными полянами и зарослями кустарников. По крутым берегам водоемов горностаи переходили к другим кормовым участкам, а также шли к местам отдыха.

На просеке, по которой проложены ЛЭП и грунтовая дорога, следы горностая были локализованы вдоль зарослей лопуха паутинистого (*Arctium tomentosum* Mill.), гравилата речного (*Geum rivale* L.), череды трехраздельной (*Bidens tripartita* L.), репешка волосистого (*Agrimonia pilosa* Ledeb.). Эти растения дают обильные семена, поедаемые мышевидными грызунами, что, по-видимому, и обусловливает приуроченность следов горностая к местам их произрастания. На границах леса, возле древесной поросли из клена татарского (*Acer tataricum* L.), ильма (*Ulmus glabra* Huds., *U. scabra* Mill.) и ясеня зеленого (*Fraxinus lanceolata* Borch.), следы горностая были ориентированы следами мышевидных, кормящихся на насте семенами этих деревьев. (По-видимому, ясень зеленый, не характерный для природы Рождественской поймы, пророс из семян, занесенных из городских насаждений).

Обнаруженные убежища горностая были локализованы следующим образом: 1) в кустарнике, растущем по окраинам леса – 5; 2) в кустарниковых зарослях, произрастающих среди луга – 4; 3) на прибрежных склонах, в расселинах грунта, скрытых кустами и древесной порослью – 3; 4) в укрытиях, локализованных вдоль просек, сформировавшихся из срубленных и не вывезенных стволов деревьев, растительного мусора и кустарника, проросшего сквозь завалы – 2; 5) в прикорневых полостях и дуплах осокорей, произрастающих по берегам водоемов – 2.

2. Трофические связи и климатические предпочтения. Кроме водяной полевки, горностай использует в пищу рыжую полевку – предпочитаемый кормовой объект лесной куницы, лисицы и ласки, а также мышь желтогорлую и серых полевок. Выявлен подъем численности горностая на следующий год после многоснежной зимы, причем этот феномен сопровождался подъемом летней численности водяной полевки (рис. 39). Статистическая обработка показала зависимость январской численности горностая от летней численности водяной полевки (r= 0.83 при $p < 0.05$) и от суммарного количества зимних осадков в предыдущую зиму (r= 0.47 при $p < 0.05$). Отмечено повышение численности ласки, по учетам в январе 2008 г., в ответ на высокую численность рыжей полевки летом и осенью 2007 г. Других зависимостей численности родентофагов от численности мышевидных грызунов в 2005 – 12 гг. обнаружено не было, вероятно, в связи с полифагией куниц и лисиц, а также обусловленностью процессов их популяционной динамики множеством факторов (Соболь… , 1973; Песец… , 1985). На фоне стабильно средней и высокой численности обыкновенной лисицы, представители куньих,

обитающие в Рождественской пойме р. Волги, – лесная куница, горностай и ласка, достигали высоких значений численности в разные годы (рис. 40). Интересно, что морозной зимой 2010 – 11 г., наступившей после засушливого лета, на территории исследования отмечена средняя численность лисиц, куниц и ласок, при средней летней численности рыжих полевок. Горностай отзывался низкой численностью (в 1988, 1995, 2004, 2006 годах) на морозный март или начало апреля в предыдущий год. Зависимости численности горностая от условий весеннего паводка выявлено не было: максимальной зимней численности за период 1993 – 2012 гг. горностай достиг в январе 2012 г., после многоводного паводка 2011 г.

3. Связи горностая с гетероспецификами-родентофагами. В Рождественской пойме р. Волги разные виды куньих (Carnivora, Mustelidae) предпочитают различные стации. Следы лесного хорька (Mustela putorius Linnaeus, 1758) были найдены в январе-феврале 1998, 2003 и 2010 гг., на заболоченном лугу, неподалеку от с. Рождествено, а в 2012 г. – на задворках турбазы (зверёк обследовал место, где летом держали кур). Следов горностаев и куниц здесь не было. Следы норок (Mustela vison Schreber, 1777) располагались вдоль русел, вблизи ледяных торосов, а также по крутым берегам проток. Горностаи эти территории для жировок и переходов не использовали (иногда поблизости устраивались на лежку). Барсуки (Meles meles Linnaeus, 1758) обитали за пределами территории исследования, на «коренном» берегу р. Волги, к северу от с. Рождествено (в некоторые годы барсуки проявляли следовую активность в период оттепелей).

Следы горностаев были приурочены к территориям по берегам водоемов, где ласки, лисицы и куницы не кормились (лисицы и куницы иногда переходили здесь к другим кормовым участкам). При поиске корма лисицы передвигались по удаленным от водоемов кустарникам и границам леса (в конце многоснежных зим они держались неподалеку от сел Рождествено и Выползово). Ласки предпочитали кормиться в кустарниках на лугах и опушках леса, по окраинам турбаз, в верхней части склонов овражков и балок, а также по обочинам дорог. Куницы добывали мышевидных грызунов на возвышенных участках леса. Ласки заходили под наст в углублениях, образованных лисьими следами, что для горностаев отмечено не было.

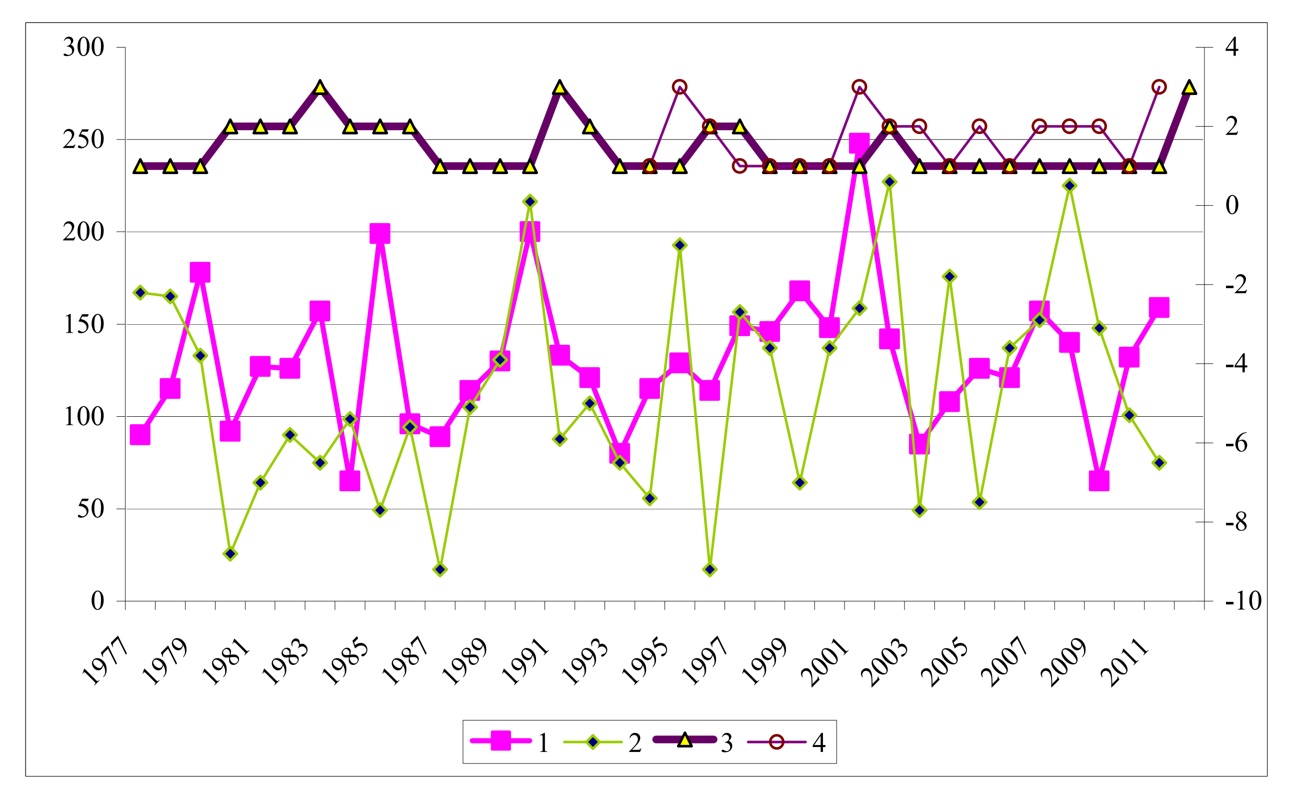


Рис. 39. Связь численности горностая, обитающего в Рождественской пойме р. Волги, с погодными условиями. *1* – сумма осадков за предыдущий декабрь, а также январь, февраль и март, в *см* (левая шкала); *2* – средняя температура воздуха в марте, в градусах Цельсия (правая шкала); *3* – относительная численность горностая, в баллах, правая шкала; *4* – относительная численность водяной полевки, в баллах (правая шкала).

По локализации участков интенсивной добычи кормовых объектов и общему характеру кормопоискового поведения можно предположить, что у горностая и родентофагов других видов, активных зимой, наблюдается незначительное перекрывание основных кормов. При этом дополнительные, второстепенные и эпизодические корма могут обнаруживать сходство, особенно в годы низкой численности мышевидных, что было подтверждено анализом испражнений. Лесная куница, в основном, употребляет в пищу рыжую полевку, горностай – водяную полевку, лисица – рыжую полевку и полевок рода *Microtus*, а также широко использует корма антропогенного происхождения, ласка, помимо лесных и луговых мышевидных, добывает их синантропных представителей. Вегетативные заросли тростника, в которых кормится горностай, ласки не посещают, а куницы и лисицы пересекают эти участки большими прыжками.

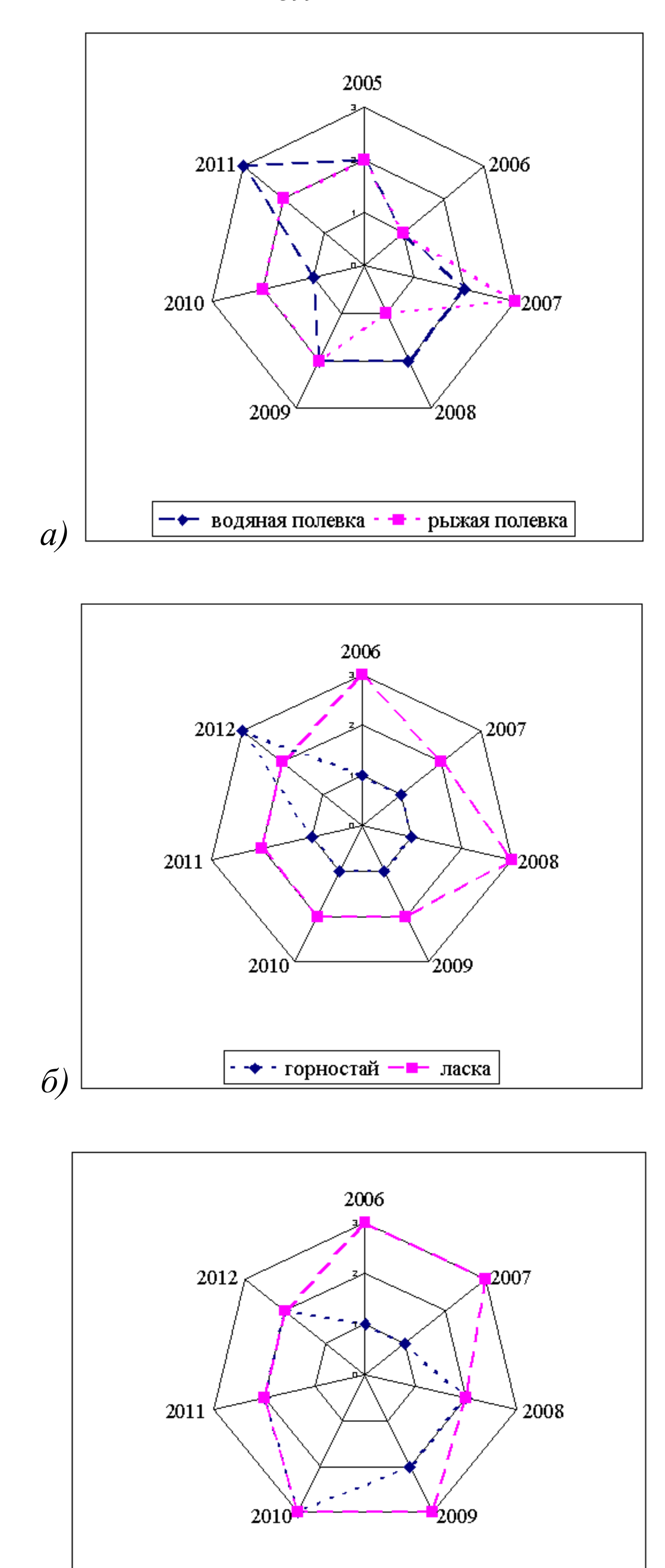


Рис. 40. Относительные численности мышевидных грызунов (*а*) и млекопитающих-родентофагов (*б, в*) в Рождественской пойме р. Волги, в баллах

Куницы иногда охотятся на птиц в прибрежном кустарнике, что не характерно для горностаев. Особи обоих полов исследованных видов родентофагов Рождественской поймы р. Волги по нескольку суток держатся возле падали или остатков трапез других особей. При этом ласки, горностаи и куницы отдыхают в неподалеку расположенных укрытиях, к которым, при отсутствии снегопадов, формируются хорошо заметные тропы (по-видимому, в этой ситуации для всех исследованных видов, кроме лисицы, фактор безопасности «уходит» на второй план).

В годы высокой численности горностая следы его жировок, кроме берегов водоемов, наблюдались на дренированных участках суши, где обычно кормилась куница. При этом горностай проявлял кормопоисковую активность на опушках и в кустарниках, то есть между островками леса, а куница – на лесных участках (самки куниц – по границе «островков» леса, самцы – шире). Иногда горностай шел, ориентируясь на следы куницы. При этом следы куницы располагались по склону выше, а следы горностая – ниже. В местах жировок горностаев и куниц были отмечены следы охоты ночных хищных птиц (вероятно, обыкновенной неясыти, *Strix aluco* Linnaeus, 1758), которые, в связи с низкой численностью, трофической конкуренции для млекопитающих-родентофагов здесь не составляют.

Проведенное исследование позволило выявить ряд адаптивных особенностей горностая. В целом, плотность и разнообразие кормовых объектов из группы мышевидных грызунов, характерные для Рождественской поймы, достаточны для совместного обитания обыкновенной лисицы, лесной куницы, ласки и горностая. Специфика ниши горностаев по водяным полевкам обеспечивает подъемы численности хищника вслед за подъемами численности этих мышевидных, причем относительно крупные размеры добычи усиливают экономический эффект добычи водяных полевок.

При низкой численности горностаи населяют одни и те же, лучшие для вида, стации Рождественской поймы (один – два участка кустарничковой поймы, неподалеку от зарослей генеративного тростника), что, по-видимому, позволяет сохранять «хорологическое ядро популяции» (Пономарев, Малышев, 2012). Аналогичные результаты были получены при фазах падения численности горностая в дубравах Новой Зеландии (Purday et al., 2004), что дает основания считать подобную избирательность видоспецифическим адаптивным свойством.

В годы средней и высокой численности горностаев «излюбленные» стации Рождественской поймы всегда бывают ими заселены, кроме того, следы разных особей этого вида встречаются по пойме шире (и выше по рельефу). Антропогенная трансформация Рождественской поймы оказывает негативное воздействие на лесную куницу, которая перестает посещать

кормовые участки, пересеченные дорогами, заборами, кострищами, гарями, а также тратит много энергии (в виде двигательных реакций) на защитное поведение (Vladimirova, 2011). Лисица держится вблизи человеческого жилья (особенно, в конце многоснежных зим). На повышение уровня человеческого влияния на природу поймы этот вид отвечает увеличением численности (Мозговой, 2005). Ласка, судя по следам на снегу, не реагирует на антропогенные объекты негативно. Строительство новых баз отдыха привело к увеличению площади сорняков, богатых семенами. Этот фактор оказался благоприятным для лисиц и ласок, добывающих грызунов в местах произрастания лопуха большого (*Arctium lappa* L.), щавеля конского (*Rumex confertus* Willd.), крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.), горца вьюнкового (*Fallopia (Poligonum) convolvulus* L.), бодяка серого (*Cirsium canum* L.), чертополоха курчавого (*Carduus crispus* L.).

Сохранению горностая в Рождественской пойме способствует двоякое отношение животных этого вида к антропогенным объектам: горностай реагирует на них большим числом защитных реакций при переходах и не замечает их при жировках. Некоторые особи горностая изменяют направление хода при контактах с новыми антропогенными объектами, хотя давно функционирующие лыжни, дороги и тропинки, пересекающие места жировок, их не беспокоят. Конкуренция горностая с лаской минимизируется в Рождественской пойме за счет использования ласками окрестностей селитебных участков, избегаемых горностаем (Владимирова, 2012). Эти сведения позволяют сделать оптимистическое заключение: при невысокой антропогенной нагрузке, горностай, обитающий в Рождественской пойме р. Волги, обладает потенциальными возможностями выживания.

На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы. На территории Рождественской поймы р. Волги имеются стации, благоприятные для обитания горностая, заселение которых позволяло исследованной части популяции переживать фазы низкой численности. Повышение зимней численности горностая было сопряжено с высокой численностью водяной полевки в предшествующее лето. Кроме того, наблюдалась зависимость численности горностая от погодных условий в предыдущую зиму. В годы высокой численности горностая имело место перекрывание мест жировок горностая и лесных куниц обоих полов, в годы невысокой – горностая и самцов куницы.

В целом, усиление антропогенной нагрузки на природу Рождественской поймы р. Волги не оказывает существенного негативного влияния на обыкновенную лисицу и ласку, но неблагоприятно для горностая и лесной куницы, в связи с увеличением в их поведении доли защитных реакций (и снижением доли пищевых).

4.7. Особенности использования местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме р. Волги

Предпочитаемые местообитания хищных млекопитающих модельных видов исследования, населяющих биотопы Рождественского участка Волжского правобережья. Асинхронность высокой численности субпопуляций этих животных. Снижение трофической конкуренции родентофагов за счет потребления видоспецифических дополнительных и ситуативных кормов. Дифференцировка кормопоисковых локусов при мышковании гетероспецификов в одних и тех же биотопах

Проблема экологического мониторинга и сохранения роденофагов отряда Carnivora (хищные млекопитающие), входящих в семейства Canidae (псовые) и Mustelidae (куньи), приобретает особую актуальность в связи с ухудшением защитных и трофических характеристик местообитаний под действием антропогенного фактора (Gunderse, Rolstad, 2000; Lucentini et al., 2007; Rosellini et al., 2008; Ruiz-González et al., 2008; Владимирова, 2010а, 2012м; Владимирова, Мозговой, 2010б; O'Mahony et al., 2012; O'Meara et al., 2014 и др.). Если в трансформированной человеком среде для лисицы обыкновенной характерно повышение плотности популяций (Harris, 1981б, 1984; Harris, Rayner, 1986; Jakubiec-Benroth, Jakubiec, 2001; Владимирова, 2004а, 2010и; Большаков, Корытин, 2012 и др.), то численность куницы лесной, горностая и ласки постепенно сокращается (Захаров, 2005; Филипьечев, 2006; Владимирова, 2011а; Balestrieri et al., 2011 и др.), в частности, в связи с усилением конкурентных отношений с лисицей (Владимирова, Мозговой, 2006а).

Известно, что принцип конкурентного исключения преодолевается с помощью дифференцировки экологических ниш (Hutchinson, 1978; Джиллер, 1988 и др.). В литературе описаны видоспецифические и региональные характеристики состава и количества пищи, потребляемой млекопитающими-родентофагами: представители разных видов используют различающиеся наборы основных и дополнительных кормов, что обусловлено локализацией кормовых объектов в различных биотопах. При высокой численности предпочитаемых кормов, лесная куница кормится, в основном, рыжей полевкой, лисица – полевками рода *Microtus*, ласка широко использует как лесные, так и луговые виды, а горностай потребляет водяную полевку (Жарков и др., 1932; Насимович, 1949; Гептнер и др., 1967; Данилов, Туманов, 1976; Соболь…, 1973; Песец…, 1983; Jędrzejewski et al., 1993; Михеев, 2002; Sidorovich et al., 2006, 2008, 2010). В годы низкой численности предпочитаемых кормов, кормовая база родентофагов разных видов обнаруживает большее сходство (поскольку гетероспецификами потребляются те корма, которые имеются в наличии), и наоборот (Филипьечев, 2005; Sidorovich et al., 2010; Данилов, Туманов, 1976 и др.).

При изучении механизмов минимизации трофической конкуренции экологически близких видов, обитающих совместно, анализ кормовой базы должен быть дополнен исследованием климатических, биотопических и этологических факторов, оптимизирующих вещественно-энергетические стратегии гетероспецификов, включая локализацию следов кормопоискового поведения (Филипьечев, 2006; Agarwala et al., 2012; Соколов, Рожнов, 1979; Мозговой, 1985а; Корытин, 1986; Мозговой и др., 1998; Рожнов, 2002; Матюшкин, 2005; Мозговой, 2005а; Goszszynski et al., 2007; Михеев, 2009).

Так, исследования, проведенные на территории Центрально-Лесного заповедника, выявили зависимость размещения следов лесной куницы от «индекса пригодности местообитаний», определяемой по состоянию рельефа, микроклимата и растительности (Пузаченко и др., 2010). Приуроченность жировочных микростаций родентофагов к ценопопуляциям, дающим корм и укрытие мышевидным грызунам различных видов, прослежена в отношении лисицы, ласки и горностая (Харченко, 1999; Владимирова, 2012ж, 2013ж). Тем не менее, эколого-этологические механизмы, упорядочивающие межвидовые (и внутрипопуляционные) трофические отношения млекопитающих-родентофагов, функционирующие на уровне пространственного разделения кормовых участков, остаются, по мнению автора, изученными недостаточно. Исследование избирательности местообитаний и кормопоискового поведения млекопитающих-родентофагов, населяющих Рождественскую пойму р. Волги, – цель данной работы.

Тропления родентофагов, для которых характерна зимняя активность, проводили в 1993 – 2012 гг. в Рождественской пойме р. Волги, отделенной от г. Самары двухкилометровым руслом р. Волги (рис. 1). Объектами исследования послужили животные видов лисица обыкновенная (*Vulpes vulpes* L.), куница лесная (*Martes martes* L.), горностай (*Mustela erminea* L.) и ласка (*Mustela nivalis* L.). Территорию площадью 2400 *га* посещали до 6 раз в месяц, с конца декабря по середину марта.

Полевой материал представляет собой данные по встречаемости следов, полученные на учетном маршруте продолжительностью около 10 *км*, протоколы зимних троплений отдельных особей, а также результаты копрологии. Учетный маршрут проходил по биотопам всех типов, имеющихся на территории исследования, в соответствии с долей их площади по отношению к общей площади поймы. Обработаны материалы 140 полевых выходов, приуроченных к вторым-четвертым суткам после снегопадов (учитывали свежие следы). Следы лисицы (*V. vulpes*) были обнаружены в 100 % полевых выходов, с плотностью от одного до 4-х локусов со свежими следами, приходящимися на 10 *км* маршрута. Следы лесной куницы (*M. martes*) были обнаружены в 71 % полевых выходов (0 – 3 локуса), ласки (*M. nivalis*) – в 100 % выходов (1 – 4 локуса), горностая (*M. erminea*) – в 43 % (0 – 3 локуса), лесного

хоря (*Mustela putorius* L.) – в 6 % (0 – 1 локус, причем, не каждый полевой сезон).

Данные по избирательности местообитаний были получены на основании анализа троплений полных и частичных суточных ходов. Продолжительность наследов отдельных особей лисиц составляла 1–10 *км*, куниц – 1–6 *км*, горностаев – 0,5–2,5 *км*, ласок – 0,5–1,5 *км*. Проанализировано по 30 троплений следов животных каждого вида (как правило, одно тропление составляло часть суточного хода особи). Половая и возрастная принадлежность животных исследованной выборки соответствовала частоте встречаемости их следов в природе. Анализ избирательности местообитаний лесных хорей не проводился, в связи с малочисленностью встреч следов, которые к биотопам поймы вели от окрестностей с. Рождествено и с. Выползово. Доля использования местообитаний каждого типа определялась по продолжительности следов родентофагов, оставленных в данном местообитании.

Относительную численность мышевидных грызунов оценивали в баллах. Численность водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) оценивали в конце июня, по числу жилых нор на береговых линиях (Ивантер, 1975): 1 балл – менее 5 жилых нор на 1000 *м*, 2 балла – 5 – 15, 3 балла – более 15. Численность других видов мелких мышевидных грызунов оценивали в сухую погоду методом ловчих цилиндров (Охотина, Костенко, 1974). Ловчие заборчики располагали в тех участках, где зимой были обнаружены следы жировок родентофагов. В зависимости от фазы численности и биотопической локализации ловчих цилиндров, рыжие полевки (*Myodes glareolus* Schr.) составляли от 55 до 95 % пойманных экземпляров, полевки рода *Microtus* – 5–45 %. Остальные грызуны, составлявшие менее 15 % улова, относились к видам родов *Sylvaemus* – малая лесная мышь (*S. uralensis* Pall.) и мышь желтогорлая (*S. flavicollis* Melch.). Около построек единично попадались полевая мышь (*Apodemus agrarius* Pall.) и мышь домовая (*Mus musculus* L.). Относительная численность рыжей полевки учитывалась в баллах следующим образом: 1 балл – 0-1 экз./10 цилиндро-суток, 2 балла – 2-5 экз., 3 балла – выше 5 экз. Относительная численность серых полевок учитывалась аналогично, но по меньшим показателям уловистости. Летом учитывали число нор и троп грызунов, наблюдали их вечернюю активность, зимой – отмечали количество следов. По следам на снегу также определяли численность белки и зайцев. В полевых журналах отмечали урожайность трав, кустарников и кустарничков, состояние вегетативных и генеративных частей травянистых растений, степень сохранности плодов, а также состояние нивального фактора (высоту и плотность снега). Эти данные позволяли делать обобщения относительно состояния кормовой базы родентофагов. В результате проделанной работы получен ряд результатов.

1. Биотопическая избирательность местообитаний. Площадь, занятая лесом, на территории Рождественской поймы составляет 36,2 % , водоемами –

9,9 %, открытыми пространствами – 53,9 %. Уровень антропогенной трансформации природы – средний, местами – низкий и высокий. В результате проведенных исследований было выявлено, что пойменные угодья используются родентофагами неравномерно (табл. 34). Для оценки видоспецифических особенностей использования местообитаний использовался прикладной вариант коэффициента ассоциации (Bailay, 1967) – коэффициент избирательности биотопов (местообитаний), применявшийся В.Е. Сидоровичем для оценки особенностей экологических ниш куньих (Sidorovich et al., 2005, 2008), преобразованный, для удобства последующего применения, на множество дискретных положительных значений. Вычисления проводились по формуле

$$K=1/2 \times [(A-B)/(A+B)+1] \, ,$$

где A – доля использования животными биотопов (местообитаний) данного типа, в %; B – доля наличия биотопа на исследованной территории, в %; K – коэффициент избирательности биотопа, принимающий значения от 0 до 1, причем множеству значений от 0 до 0,5 соответствует избежание использования биотопов данного типа животными, значению 0,5 – статистическая независимость характеристик наличия и использования биотопов, а множеству значений от 0,5 до 1 – предпочтение.

Классификация биотопов, приведенная в таблице (табл. 34), выполнена, главным образом, по фитоценотическому принципу (Новиков, 1959 и др.), с дифференцировкой некоторых видов стаций, имеющих особое значение для отдельных видов родентофагов. Применение программы STATISTICA позволило обнаружить в классификации биотопов и стаций, предложенной автором данной статьи, три положительные корреляционные связи: между 2 – 3 строками таблицы (то есть, между лугами осоково-разнотравными и лугами кустарниковыми), а также между 2 – 4 и 11 – 12 строками. Наличие подобных корреляций теоретически могло бы указывать на избыточную дифференцировку типов местообитаний как недостаток предложенной классификации. Однако экологическое значение этих спецификаций указывает на некоторые видовые особенности родентофагов, которые оказались бы «потерянными» для анализа в случае объединения местообитаний, используемых животными, в субъединицы без признаков корреляции.

Таблица 34

Биотопическая и стациальная избирательность местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме р. Волги в 1993 – 2012 гг.

№	Тип биотопа (или стации) и его доля на территории Рождественской поймы, в %	Использование местообитаний данного типа, в %, и значение коэффициента избирательности (приведено в скобках)			
		лисица	ласка	куница	горностай
1	Замерзшие поверхности водоемов; 9.9	1.4 (0.10)	нет	0.6 (0.05)	0.4 (0.05)
2	Луга гигрофитные и мезофитные, осоковые, разнотравные и злаковые (включая заросли тростника), по берегам водоемов; 8.1	3.2 (0.30)	нет	4.1 (0.35)	**25.0 (0.75)**
3	Луга мезофитные, кустарниковые и кустарничковые, по берегам водоемов; 12.0	**10.7** (0.20)	1.6 (0.20)	4.1 (0.25)	**33.8 (0.75)**
4	Крутые берега водоемов, с выступающими корнями деревьев и кустарников и редким травяным покровом; 1.7	0.5 (0.25)	нет	0.6 (0.25)	7.2 (0.80)
5	Лесолуговые экотоны; 4.4.	**36.9** (0.90)	14.9 (0.75)	**24.6 (0.85)**	**10.6 (0.6)**
	Из них: луг граничит с водоемом; 1.5	16.5 (0.95)	6.1 (0.8)	19.1 (0.95)	8.2 (0.85)
	луг не граничит с водоемом; 2.9	20.4 (0.90)	8.8 (0.75)	5.5 (0.65)	2.4 (0.45)
6	Центральная часть леса (дубравы, вязовое мелколесье, осинники); 21.2	8.7 (0.30)	12.6 (0.35)	**38.9 (0.65)**	нет
7	Просеки в лесу; 0.2	**12.9** (1.00)	7.8 (1.00)	2.4 (0.90)	6.5 (0.95)
8	Лесные поляны (включая заросли кустарника), расположенные между полосами леса, произрастающего на возвышениях; 7.0	5.3 (0.55)	**15.1** (0.70)	4.8 (0.40)	6.9 (0.50)
9	Сосновые посадки; 0.9	4.7 (0.85)	4.7 (0.85)	1.9 (0.70)	нет
10	Ксерофитные луга, с высокой долей сорных и однолетних трав, локализованные не по берегам водоемов; 13.7	4.0 (0.25)	2.1 (0.85)	нет	нет

11	Илистые берега, заболоченные участки; 3.2	нет	нет	0.5 (0.15)	0.3 (0.05)
12	Песчаные берега и ивняки; 5.7	нет	нет	1.4 (0.20)	3.6 (0.45)
13	Прибрежные осокорники (с включениями ивы белой, ольхи); 3.7	нет	9.7 (0.70)	4.4 (0.55)	2.9 (0.45)
14	Овраги и балки облесенные; 3.2	5.1 (0.60)	**15.5** (0.85)	**11.7 (0.80)**	2.8 (0.45)
15	Селитебная территория (строения, дворы, огороды, коммуникации, свалки мусора); 5.1	6.6 (0.55)	**16.0** (0.75)	нет	нет

Выявлены типы местообитаний, преимущественно используемые родентофагами разных видов. По три таких типа обозначены полужирным шрифтом (табл. 34). Для лисицы обыкновенной это лесолуговые экотоны, лесные просеки и кустарниковый луг, для куницы лесной – лесолуговые экотоны, центральные части леса и облесенные овраги и балки. Следы горностая чаще всего встречались на мезофитных лугах (где вкрапления кустарников перемежаются с луговым крупнотравьем), на гигрофитных лугах (вблизи вегетативных зарослей тростника), в тех лесолуговых экотонах, которые граничили с водоемами. Биотопические предпочтения ласки менее выражены, чем предпочтения гетероспецификов. Она наиболее активно использует антропогенную территорию, облесенные овраги и балки, а также лесные поляны.

2. Пищевой рацион млекопитающих-родентофагов. Относительная летне-осенняя численность грызунов, составлявших в Рождественской пойме основу кормовой базы млекопитающих-родентофагов, изменялась по годам. По показателям абсолютной численности, на исследованной территории все годы преобладала рыжая полевка, на втором месте были представители рода *Microtus*. Остальные мышевидные встречались значительно реже. Рыжая полевка отлавливалась в лесистой части поймы (особенно много – в мелколесье и на мозаичных участках леса, по окраинам и опушкам леса), серые полевки – в открытой. Водяная полевка населяла заливные луга. Динамика численности других видов мышевидных грызунов, встречавшихся единично, по годам не учитывалась.

Встречаемость следов родентофагов однозначно не зависит от их численности, так как при плохом состоянии кормовой базы, благоприятных погодных условиях и вторжениях пришлых особей, звери перемещаются активнее (Песец…, 1985; Соболь…, 1973; Жарков и др., 1932 и др.). На относительно небольшой территории Рождественской поймы, которую можно обследовать за 4-5 полевых выходов, возможен учет численности родентофагов по материалам использования животными индивидуальных участков.

Исследованная территория была населена в конце зимы млекопитающими-родентофагами с плотностью от 0.4 – 2.1 особей на 1000 *га* (горностай, куница) до 1.7 – 3.0 особей (ласка, лисица).

Статистический анализ данных за 1993 – 2012 годы по численности мышевидных грызунов и млекопитающих родентофагов в Рождественской пойме р. Волги показал достоверную зависимость январской численности горностая от летней численности водяной полевки ($r=0.83$ при $p<0.05$). Других статистически достоверных зависимостей численностей Carnivora от численностей мышевидных грызунов, выраженных как многолетние тенденции, в период 2005 – 2012 гг. обнаружено не было. Наблюдались единичные «отклики» повышения или снижения зимней численности родентофагов «в ответ» на летние движения численности кормовых объектов. Так, отмечено повышение численности ласки, по учетам в январе-марте 2008 г., после высокой численности рыжей полевки летом и осенью 2007 г.

Зимой 2010 – 2011 гг., после крайне засушливого лета, никто из видов родентофагов не достиг трехбалльной численности. В годы умеренной и низкой численности предпочитаемых кормов вероятно расширение видового состава кормовой базы, что и наблюдалось. Феномен отсутствия многолетней корреляции численности грызунов и родентофагов может быть объяснен множественной детерминацией популяционной динамики родентофагов (Жарков и др., 1932; Филипьечев, 2006; Гептнер и др., 1967; Соболь…, 1973; Песец…, 1985; Sidorovich et al., 2006, 2008, 2010 и др.). В частности, отсутствие корреляции численности лисиц и полевок легко объясняется общей полифагией лисицы, ярко выраженной в антропогенной среде обитания (Владимирова, Мозговой, 2006а и др.). Интересно, что на фоне стабильно высокой или средней зимней численности лисицы, ласка, куница и горностай достигали высоких значений этого показателя в разные годы (рис. 41), что косвенно свидетельствует о существовании конкуренции по питанию.

3. ***Анализ использования стаций родентофагами и видоспецифические особенности кормопоискового поведения.*** Судя по следам, в составе поведенческой активности, кормопоисковое поведение лисицы составило 40 – 60 %, куницы – 55 – 80 % (больше у самок), горностая и ласки – 70 – 80 % (данные получены за 3 – 5 суток, включая переходы между кормовыми участками, если таковые наблюдались). Достоверно можно судить о минимальном значении этого показателя у лисицы. Было выявлено, что при кормопоисковом поведении лисица преимущественно передвигалась по территориям со сложным рельефом, между небольшими островками леса и кустарника, а также по тем участкам лесолуговых экотонов, для которых характерна наиболее высокая степень мозаичности. Ласка предпочитала мелколесье и кустарниковые заросли. Овражки и балки также широко использовались лаской для добычи грызунов, а куницей – только при наличии древесной растительности. В целом, в составе продолжительной

кормопоисковой активности, жировочные локусы куницы были ограничены наличием древесной растительности, а при переходах – наличием кустарников или мелколесья. Околоводные биотопы (кустарниковый луг и пойменные луга с зарослями тростника), к которым были приурочены следы жировки горностая, куница проходила быстрыми аллюрами. Следы жировки ласки изредка обнаруживали по краю мезофитного кустарниково-кустарничкового луга. В отличие от следов горностая, они были локализованы ближе к лесу, а не к водоему. Ласка чаще, чем горностай, заходила под снег, особенно рыхлый, причем делала это не на открытых участках, что было свойственно горностаю, а вблизи молодых деревьев и захламленных зарослей кустарника. Максимальная встречаемость следов кормового поведения горностая была отмечена на участках обитания водяной полевки, а следы переходов – между такими участками. Лисица мышковала на кустарниковом лугу относительно редко, а травянистый пойменный луг проходила транзитом, без проявления кормопоисковых реакций.

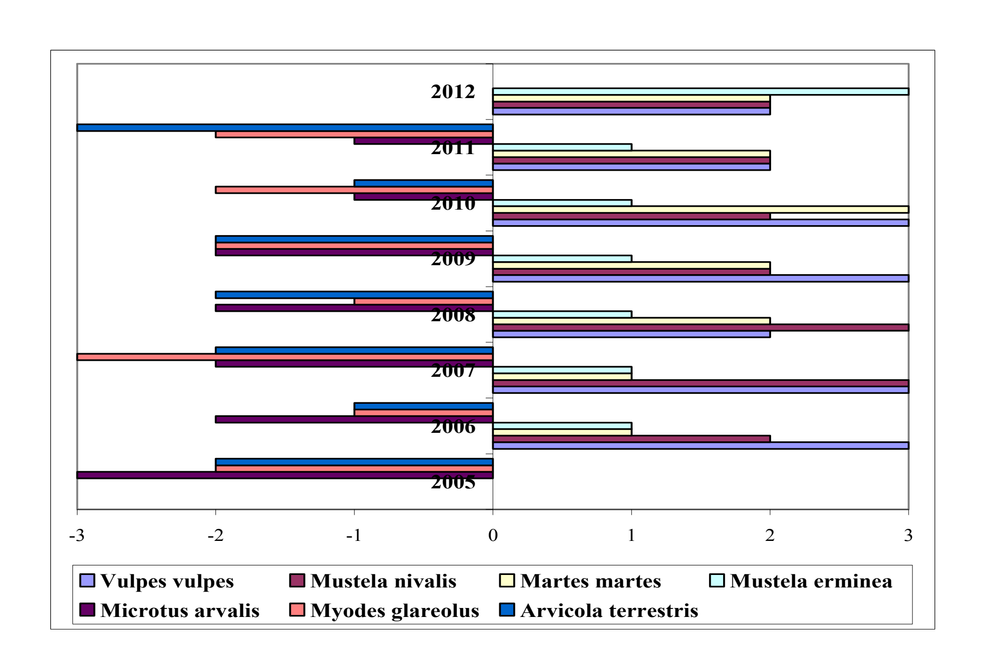


Рис. 41. Относительная зимняя численность родентофагов (2006 – 2012 гг.) и летне-осенняя численность мышевидных грызунов (2005 – 2011 гг.) в Рождественской пойме р. Волги, в баллах. Численность родентофагов приведена на положительной части шкалы, грызунов – на отрицательной (значения которой следует учитывать по модулю).

Локомоция по привычным маршрутам, с неизменным выбором постоянных микростаций – обычная стратегия кормопоискового поведения псовых и куньих (Новиков, 1959; Корытин, 1970, 1972в; Башенина, 1977 и др.). Консервативность в выборе биотопов – одна из основных адаптаций зверей-родентофагов, обеспечивающая успешную добычу пищи (Слудский, 1964;

Мозговой, 1976; Соколов, Рожнов, 1979; Mulder, 1990; Владимирова, Мозговой, 2006а; Харченко, 1999 и др.).

Лесная куница, состояние субпопуляции которой, наряду с горностаем, было на исследованной территории наиболее критическим по численности (Владимирова, Мозговой, 2010б), населяла преимущественно дренированный дубовый лес и лесолуговые экотоны, перемещаясь среди деревьев по одним и тем же маршрутам. На другие кормовые участки куница переходила как по склонам возвышенностей, так и по биотопам, затапливаемым в половодье. Мышкование куниц обоих полов главным образом в лесопокрытых стациях, а также идентичный характер их жировочного хода (включая ориентировки), позволяют предположить, что по видам мышевидных грызунов вероятность статистически достоверных отличий в рационе куниц разных полов низка. В качестве дополнительных кормов куниц в зимнее время года отмечены воробьиные птицы, обитающие в прибрежном кустарнике, на которых куницы охотились (что было нехарактерно для лисиц, ласок и горностаев). По оставшимся перьям можно было видеть, что куницы ловили снегирей, чечеток, больших синиц, лазоревок. Массовая гибель мышевидных, сопровождающая многоводный паводок, приводила к использованию куницами дополнительных кормов: увеличивалось количество задиров коры на пнях (в поисках личинок), учащались перемещения по следам белок, обследования вороньих гнезд. В начале зимы наблюдалось посещение куницами мест произрастания боярышника, терна, шиповника и калины (соответственно, после фитофагии в 2 – 4 раза увеличивалось обычное число дефекаций).

В сосновых лесопосадках, лесолуговых экотонах и кустарниковой пойме обнаруживали следы охоты лисиц на зайцев. Лисицы, в отличие от куниц, ласок и горностаев, широко использовали антропогенные корма, перемещаясь на селитебной части поймы между свалками бытового мусора, а в конце зим, особенно многоснежных, мигрировали к окрестностям сел Рождествено и Выползово. При среднем и низком уровне численности мышевидных, родентофаги придерживались наиболее кормных участков, при высоком – их следы встречались по территории шире.

Начиная с 1998 г., в связи с возведением линии электропередачи, а также общим возрастанием антропогенного влияния, в пойме сложилась следующая картина. Построенные на побережье новые турбазы заняли места жировок куниц и горностаев. Отношение родентофагов к появлению ЛЭП отличалось. При строительстве ЛЭП были срублены и не вывезены много деревья и кустарники.

Завалы поросли сорными травами, молодыми деревцами и кустаником, став убежищем для расплодившихся здесь мышевидных грызунов, которых ласки начали широко использовать в пищу. Формирование вдоль ЛЭП пешеходной дороги, пересекающей луг, заселенный водяными полевками, не

повлияло на поведение горностаев, которые здесь обычно охотились. (Горностаи неоднократно пересекали эту грунтовую дорогу, часто по следам зайцев, без каких-либо признаков тревожности). Куницы, после строительства ЛЭП, пересекающей их прямолинейные маршруты, объединяющие кормовые участки, в течение десяти последних лет изменили направление переходов, увеличив их продолжительность, в среднем, в 1.5 раза (местами – в 2 – 3 раза), приурочив перемещения ближе к границам леса (рис. 42).

При контактах со свежими следами собак, родентофаги проявляли негативные реакции, уходя на некоторое расстояние в противоположном направлении. Избежание территорий, трансформированных деятельностью людей, наиболее отчетливо прослеживалось при средней и низкой численности пойменных субпопуляций куниц и горностаев, а при высокой – нивелировалось. В годы высокой численности куниц, следы ювенильных особей обнаруживали в начале зимы по окраинам турбаз, где они кормились в овражках, заросших деревьями.

В целом, родентофаги снижали конкуренцию за счет жировок в различных стациях, характерных для обитания мышевидных грызунов предпочитаемых видов, а также за счет потребления видоспецифических дополнительных кормов, что наблюдаемую трофическую картину описывало не полностью. Исследование показало, что следы кормового поиска лесной куницы и ее основных пищевых конкурентов, ласки и лисицы, в среднем, в 30 % случаев были оставлены в соседних стациях одних и тех же биотопов. (В отдельные годы здесь же появлялись и следы расплодившихся горностаев). Следы родентофагов, идущие по окраинам леса, лесолуговым экотонам, оврагам и балкам, лесным просекам и прибрежным склонам, позволяли предположить, что на этих участках, при кормопоисковом поведении, животные конкурировали. При этом куница, ласка и лисица снижали конкуренцию за счет того, что использовали различные локусы жировок, а также потребляли кормовые ресурсы отдельных местообитаний с разной степенью интенсивности (рис. 43).

Кормовой поиск лисиц, куниц и ласок обычно состоит из плотной последовательности кормопоисковых реакций, перемежающихся с относительно непродолжительными переходами от одного участка обитания мышевидных к другому (при этом ласки, благодаря мелким размерам, широко используют норы) (Соколов, Рожнов, 1979; Goszszynski et al., 2011; Vladimirova, 2011 и др.). Было выявлено, что степень рассеяния локусов жировки у родентофагов, отличающихся различными размерами тела, определялась видоспецифическими характеристиками ориентировочных реакций, проявленных в ходе кормового поиска.

Зрительная пространственная ориентация кормящихся куниц осуществляется, главным образом, на деревья, произрастающие поблизости от

их жировочных следов, а лисиц – на более удаленные объекты, выделяющиеся на общем фоне, к которым они приурочивают маркировочные реакции. Во время жировок ласки, куницы и лисицы идут преимущественно с подветренной стороны кустов и склонов, передвигаясь «челноком». Для лесных куниц и ласок, кормящихся мышевидными грызунами, основными кормопоисковыми ориентирами по ходу жировок являются непосредственные пищевые объекты (звук и запах мышевидных, доносящиеся из-под снега), а также объекты, так или иначе свидетельствующие о присутствии мышевидных. Куницы и ласки по ходу жировок ориентируются на пустоты в основаниях деревьев, кустарники, сухие стебли травы, заросли бурьяна, торчащие из-под снега, а также на следы грызунов, пни, снежные бугорки и колодины.

Лисицы, как и мелкие родентофаги, в поиске мышевидных ориентируются по запаху, а также визуально, на выступающие элементы ландшафта и растительности. При этом, у лисиц среднее расстояние между объектами ориентировки бывает в 2 – 3 раза протяженнее, чем у куниц, у куниц – в 3 – 5 раз протяженнее, чем у ласок (судя по следам, оставленным лаской в начале зимы на припорошенном грунте, а в конце марта – на заснеженной поверхности плотного наста). Сам жировочный челнок куниц обычно бывает шире, чем видимые на поверхности снега следы жировок ласок.

Была рассчитана средняя плотность пищепоисковых реакций на 500 *м* кормопоискового хода куниц, локализованного по лесным окраинам, а также лисиц, здесь же прокладывающих часть своего нарыска. Для куниц она составила 17.1 реакции (N 50, lim 6 – 45, st.dv. 12.2), для лисиц – 9.2 реакции (N 30, lim 2 – 27, st.dv. 18.7), Ласки кормились на меньшей территории, чем куницы, но при этом гуще «прочесывали» кормовые участки (фото 6). В сравнении с мышкующими лисицами, переходы лесных куниц между стациями поиска мышевидных грызунов бывали короче в 2 – 3 раза. Таким образом, плотность поисково-пищевых реакций, генерированных куницами, ласками и лисицами, при добыче мышевидных фактически на одной территории, различается.

В связи с вышеизложенным, выдвинута гипотеза о защитно-информационном значении систематического использования лисицами, куницами и горностаями большей площади кормового поиска, чем площадь, необходимая им для насыщения. Увеличение числа взаимодействий особи со средой обитания способствует ее информированности, и, в конечном счете, повышению безопасности, но может иметь негативные энергетические последствия. Оптимальное повышение избирательности взаимодействий животных с биотопами обитания, с одновременным снижением энергетических затрат, может быть выражено как максимизация, в видовых пределах, числа продуктивных пищепоисковых реакций, при снижении общего числа двигательных реакций. Число положительных подкреплений, при равных

условиях местообитаний, находится в корреляционной связи с полученной животными внешней информацией, необходимой им для выживания, размножения и преодоления конкуренции (Мозговой, 1985а; Корытин, 1986; Мозговой и др., 1998; Рожнов, 2002; Agarwala et al., 2012 и др.). Запоминание последствий своего поведения и последующее воспроизводство последовательности реакций, подкрепляемых положительно, представляет собой генерацию новой информации о ресурсах и условиях данного местообитания.

В поведении родентофагов, по-видимому, действуют врожденные механизмы, обеспечивающие реализацию такой пространственной «стратегии», которая заключается в освоении ими более обширной территории кормового поиска, чем территория, необходимая для обеспечения актуальных энергетических потребностей. Это дает сведения, необходимые для выживания при снижении плотности кормовых объектов и пространственном перераспределении доступных кормовых ресурсов, а также при нарастании пищевой конкуренции. Кроме того, дополнительная активность самки на своем местообитании (и активность самца на местообитаниях самок) оставляет в среде информацию, необходимую для размножения.

Проведенное исследование, а также данные, полученные ранее (Владимирова, Мозговой, 2006а, 2010б; Владимирова, 2012ж, 2013ж; Vladimirova, 2011), позволяют высказать следующие соображения относительно функционирования эколого-этологических механизмов, благодаря которым преодолевается правило конкурентного исключения (Hutchinson, 1978; Джиллер, 1988), и родентофаги-гетероспецифики могут совместно населять территорию Рождественской поймы.

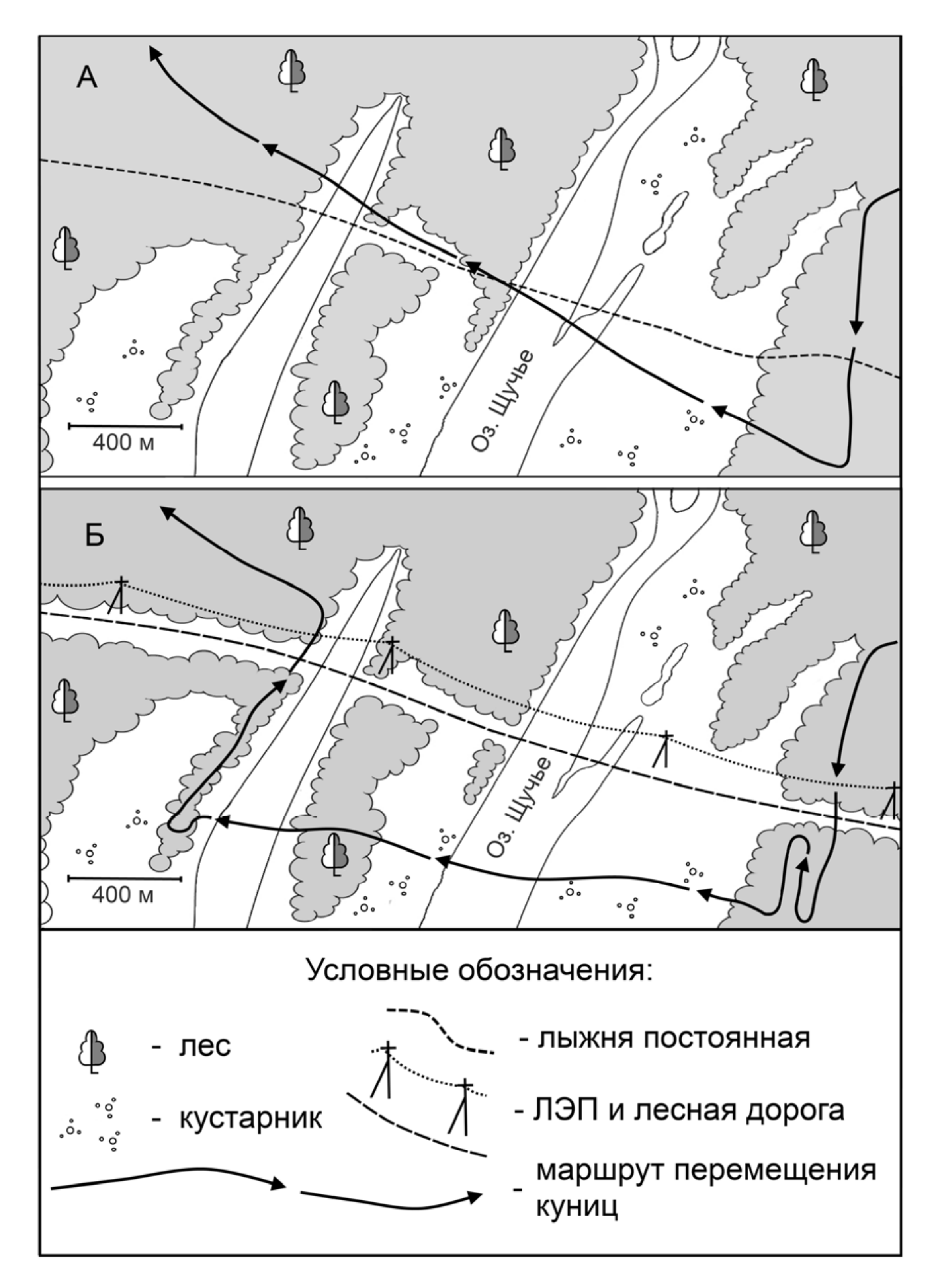


Рис. 42. Изменение маршрутов переходов куниц к другому кормовому участку после формирования просеки и строительства ЛЭП. Рисунок А: маршруты куниц в 1977 – 1998 гг., Б – маршруты куниц в 1999 – 2014 гг.

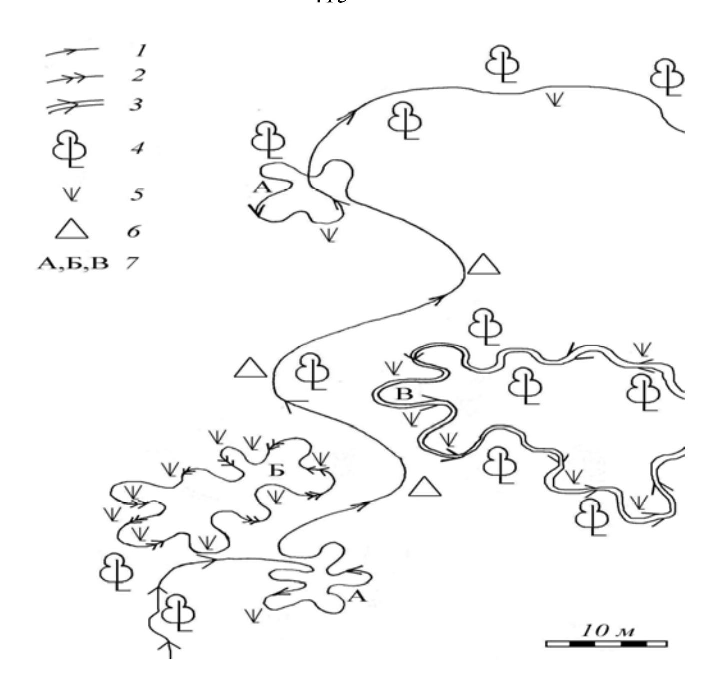


Рис. 43. Видоспецифическая дифференциация микростаций, предпочитаемых лисицей, куницей и лаской в лесолуговых экотонах. Условно показаны отличия среднего расстояния между объектами ориентировок у родентофагов разных видов. Обозначены: *1* – следы лисицы обыкновенной; *2* – следы ласки обыкновенной; *3* – следы куницы лесной; *4* – дерево; *5* – кустарник; *6* – ориентировочный объект, к примеру, выступающий элемент микроландшафта; *7* – участки интенсивной жировки лисицы (А), ласки (Б), куницы (В). (Владимирова, 2010а)

Наибольшей специфичностью в биотопических предпочтениях обладает горностай (табл. 34), который, несмотря на «околоводность», обладает резервом эвритопности. Повышение численности горностая обычно идет вслед за ростом численности основного корма – водяной полевки, но приуроченность жировочных следов горностая к местам обитания водяной полевки не достигает максимума в зимы, следующие за повышением летней численности водяной полевки. По-видимому, потенциальный резерв кормов в такие годы позволяет горностаю «испытывать на прочность» места жировок лесной куницы, ласки и лисицы, осваивая эти территории в информационном отношении на случай истощения основного кормового ресурса.

Лесная куница преимущественно использует относительно эвритопную рыжую полевку, но, в связи с этологическими особенностями, куницы, особенно самки, «привязаны» в своих кормопоисковых перемещениях к древесной растительности, поскольку деревья им необходимы для ситуативной защиты от тревоги, вызванной действием антропогенного фактора, а также для переходов между кормовыми участками (Vladimirova, 2011). Летнее использование деревьев для выведения потомства способствует многолетнему использованию куницами одних и тех же троп, вдоль которых осуществляется добыча мышевидных. Дополнительные корма лесной куницы (белка, личинки

жуков-закорников, ягоды, воробьиные птицы) в условиях Волжской поймы, по-видимому, не способны в полной мере компенсировать нехватку основного корма. Ласка и лисица менее других роденофагов подвержены негативному действию антропогенного фактора, причем ласка – за счет мелких размеров, обеспечивающих успех защитного поведения, при отсутствии у особей этого вида тревожности, вызванной восприятием антропогенных объектов, а лисица – напротив, за счет исследования и последующего эффективного дифференцирования опасности, исходящей от следов деятельности людей (и собак), и, благодаря этому, широкому использованию антропогенных кормов.

Поведенческие стратегии лисицы, как наиболее широкого эврифага, отличаются от поведенческих стратегий лесной куницы. По-видимому, при обитании в биотопах, трансформированных воздействием человека, лисица снижает информационную неопределенность за счет использования дополнительной энергии антропогенных кормов. Лисица проявляет исследовательские реакции и различает уровень опасности, исходящей от объектов среды обитания, трансформированной «антропогеном», затрачивая энергию на исследовательское поведение (это особенно актуально при состоянии снежного покрова, неблагоприятном для перемещений). Лесная куница также проявляет в антропогенной среде обитания повышенное число двигательных реакций, но, в отличие от лисицы, доля исследовательских реакций в поведении куницы относительно мала, а доля стереотипных реакций – велика (Мозговой, 1985а; Мозговой и др., 1998). Проявление стереотипных защитных реакций (избежание контакта с антропогенным объектом, заход на дерево), реализуемых однотипно, с минимальными затратами энергии, вне зависимости от конкретного характера потенциальной угрозы, по-видимому, позволяет лесным куницам выживать в антропогенных условиях, «отказываясь» от получения дополнительной информации о состоянии среды обитания, как это делает лисица (Владимирова, Савинов, 2013). Горностай негативно реагирует на тропы, лыжни и дороги только при переходах к другим кормовым участкам или убежищам, практически не замечая их при кормопоисковом поведении, особенно при условии постоянного функционирования подобных следов жизнедеятельности людей (Владимирова, 2013ж).

Благодаря стереотипным перемещениям, с использованием многолетних троп (в целом – благодаря функционированию биологического сигнального поля) (Наумов, 1977б), информация о ресурсах и условиях обитания, полученная отдельными особями, накапливается в популяциях и зооценозе в целом (Владимирова, Мозговой, 2006а), способствуя выживанию зверей (фото 7), что становится особенно актуально в годы неблагоприятного состояния кормовой базы.

В случае хорошего состояния кормовой базы, видовые особенности, связанные с использованием родентофагами разных видов дополнительных кормов, их различиями в терпимости к «антропогену», а также подражательным поведением, по-видимому, теряют ведущее значение для выживания. В годы понижения численности рыжей полевки, полевок рода *Microtus* и водяной полевки, видовые особенности экологии и поведения родентофагов-гетеорспецификов обеспечивают их выживание. Знание особенностей территории, «приобретенное» родентофагами в период хорошего состояния предпочитаемой кормовой базы, позволяет им шире использовать ситуативные корма. В связи с изложенным выше, а также на основании эмпирических данных (Владимирова, Мозговой, 2006а, 2010б; Владимирова, 2012ж, 2013ж), становится ясно, что максимально негативное влияние антропогенного фактора в Рождественской пойме р. Волги испытывает лесная куница, состояние субпопуляции которой следует принимать во внимание в первую очередь при планировании мероприятий экологического мониторинга. (Численность субпопуляции горностая, обитающего в Рождественской пойме р. Волги, зависит от климатических факторов, включая погодные условия марта и гидрологический режим весеннего половодья, в большей мере, чем местная численность лесной куницы, динамика которой, как оказалось, отражает тенденции, свойственные лесным куницам, населяющим Среднюю полосу России) (Владимирова, 2012ж, 2013ж).

Понимая ситуацию с биоразнообразием гетероспецификов-родентофагов в Рождественской пойме в качестве модели, допускающей расширительное толкование, высказывается предположение, что совместное обитание хищных млекопитающих в одних и тех же биотопах может не только сопровождаться трофической конкуренцией, но также обеспечивать эффекты межвидовой протокооперации или комменсализма. Позитивные отношения гетероспецификов (партнерство), возможные даже при совпадении некоторых составляющих кормовой базы, обеспечиваются благодаря механизмам подражательного поведения. Известно, что следы жизнедеятельности, оставленные животными в биотопах совместного обитания, будучи воспринятыми и отреагированными другими особями, усиливают избирательность взаимодействий зверей с внешней средой, стимулируя перемещение по этим следам и подражательное поведение (Корытин, 1986; Наумов, 1977б и др.). Очевидно, что позитивные межпопуляционные взаимодействия, доминирующие над пищевой конкуренцией, будут обеспечиваться не при всех уровнях численности популяций хищников и их жертв, а только при уровнях, лежащих ниже критических (для хищников) или выше критических (для жертв).

Это же замечание, по-видимому, справедливо и по отношению к опосредованным взаимодействиям особей одной популяции (Рожнов, 2002),

принадлежащих к различным внутрипопуляционным группировкам. Имеются в виду группировки, адаптированные к воздействию какого-либо негативного фактора среды обитания в различной мере – самцы и самки, ювенильные и взрослые, резиденты территории и мигранты, а также особи, обладающие различными врожденными типами высшей нервной деятельности (спокойные и тревожные).

Позитивное влияние следов успешного кормопоискового поведения одних животных на других актуальнее в условиях высокой антропогенной нагрузки (Мозговой, 2005а), негативное влияние которой на популяции куницы и горностая выше, чем на популяции ласки и лисицы (Владимирова, 2012ж, 2013ж). Это же относится и к перемещениям между кормовыми участками, осуществляемым животными в потенциально «злонамеренной» среде. Поскольку в условиях протокооперации «присутствие вида-партнера всегда снижает нижнюю критическую численность» (Базыкин, 1985), на будущее можно поставить задачу определения критериев (демографических и этологических характеристик популяций), при которых совместное существование зверей разных видов повышало бы устойчивость тех видов, которые слабее адаптированы к антропогену.

В результате исследования по выявлению биотопического распределения следов активности родентофагов отряда Carnivora в снежный период года, а также изучению их кормопоискового и территориального поведения, можно сделать следующие выводы.

Отмечено отсутствие синхронности периодов высокой численности пойменных субпопуляций родентофагов-гетероспецификов.

Биоразнообразие зверей разных видов, использующих мышевидных грызунов в качестве основной пищи, обеспечивается рядом эколого-этологических механизмов. Сюда относятся:

а) использование биотопов и стаций, специфических для вида, обусловленное преимущественным потреблением определенных видов кормов, а также обеспечивающее необходимый для вида уровень безопасности, в связи с тревожащим влиянием антропогенного фактора;

б) видоспецифическое использование различных дополнительных и ситуативных кормов;

в) отличия в плотности локусов интенсивной добычи грызунов, наблюдаемые при мышковании родентофагов-гетероспецификов в одних и тех же биотопах. (Последняя особенность обеспечивает эксплуатацию родентофагами различных микростаций, расположенных по ходу кормового поиска, а также потенциальную возможность расширения кормовой территории).

В целом, существенными характеристиками среды обитания исследованных видов на территории Рождественской поймы р. Волги являются

факторы, определяющие видовой состав мышевидных грызунов, а также особенности антропогенной трансформации угодий. Для всех исследованных видов имеют значение параметры рельефа и гидрологии, фитоценотические признаки биотопов и степень их структурной неоднородности. Для лесной куницы значима удаленность стаций добывания корма от антропогенных объектов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема сохранения устойчивости популяций диких животных, населяющих трансформированные человеком территории, в настоящее время приобрела всеобщий характер (Krebs, 2001; Chapin et al., 2002; Большаков, Корытин, 2012 и др.). Требование эффективности мероприятий мониторинга предполагает умение управлять природной средой, что невозможно без знания различных сторон экологической этологии животных (Conover, 2002; Sinclair et al., 2006 и др.). Результаты осмысления экологических исследований, проведенных в естественных условиях, предполагается использовать для повышения стабильности и жизнеспособности популяций (Шварц, 1969; Terborgh, Estes, 2010 и др.). Высокое видовое богатство, а также биоразнообразие сообществ (Whittaker, 1972; Jędrzejewska, Jędrzejewski, 1998; Koless et al., 2003; Тишков, 2005; Sæther et al., 2013 и др.) характеризуют территории обитания человека, по соседству с дикими животными, в позитивном, жизнеутверждающем аспекте (Мониторинг…, 1995; Павлов Б. К., 2000; Enserink, Vogel, 2006; Ritchie, Johnson, 2009 и др.).

В современной экологии поведенческие аспекты адаптации млекопитающих перестали расцениваться в качестве второстепенных эпифеноменов функционирования зооценозов (Новиков, 1970а, 1976; Мантейфель, 1974; Dingemanse, Dochtermann, 2013; Bauer et al., 2013 и др.). К настоящему времени выяснено, что сведения, полученные млекопитающими в ходе их адаптивной активности, играют важную роль в функционировании популяций, обеспечивая связь и управление (Большаков, 1972; Наумов, 1973, 1977б; Шилов, 1977; Рожнов, 2004 и др.). Приспособительные возможности популяций должны исследоваться с учетом регулирующих функций (Ляпунов, 1980; Ritchie, Johnson, 2009 и др.). Подвижность этологической структуры популяций млекопитающих выступает одним из способов приспособления животных к внешней динамике, что имеет особенное значение в современных антропогенных условиях (Панов, 1983б, 1984 и др.). Различные экологические, психофизиологические и зоосемиотические аспекты генерации, получения и использования сведений о состоянии среды обитания животными определяют достижение адаптивного результата особью и популяцией в целом и, в конечном итоге, выживание (Наумов, 1977б; Мозговой, Владимирова, 2002; Stewart et al., 2002; Пучковский, 2005; Ванисова и др., 2013; Рожнов, 2013 и др.).

Цель данной работы – в исследовании различных аспектов адаптивных взаимодействий обыкновенной лисицы, лесной куницы, горностая и ласки со средой обитания и выяснении их приспособительного значения. Адаптации зверей модельных видов, обеспечивающие использование ресурсов и условий среды обитания, исследовались посредством анализа структурных единиц

поведенческой активности различного уровня с применением комплексного информационного подхода.

Научная новизна проведенной работы заключается в следующем. Взаимодействия животных со средой обитания исследовалось опосредованно, с помощью анализа поведенческих реакций животных, свидетельствующих о таком взаимодействии. Сбор материала проводился методом зимних троплений. Был использован единый методологический подход к исследованию материально-энергетических взаимодействий животных со средой обитания, основанный на приоритетном учете сообщений, полученных реципиентами внешней информации и адресатами (получателями) переданных сообщений, а не просто эмитированных адресантами (отправителями), без реальной гарантии их получения какой-либо особью или группой. О рецепции средовой информации и получении сообщений, переданных конспецификами и гетероспецификами, свидетельствовали поведенческие реакции, проявленные животными – получателями информации[75]. Учет поведенческих реакций позволил «преломить» потенциальные информационные взаимодействия особей и популяций со средой обитания сквозь призму реальности состоявшихся восприятий[76] и, главное, наступивших последствий этой информационной рецепции. Были выявлены некоторые качественные и количественные особенности информационной рецепции у представителей четырех видов хищных млекопитающих. По материалам зимних троплений составлен каталог основных структурных компонентов поведенческой активности животных, связанных с восприятием и использованием полученной информации.

Полевые материалы зимних троплений лесной куницы впервые формализованы в виде непрерывного протокола поведенческих реакций,

---

[75] Процесс восприятия внешней информации в общем случае называется рецепцией (Гибсон, 1988; Гельмгольц, 1999 и др.). Если особью получено информационное сообщение, переданное другой особью (или специальным устройством), то получатель информации называется адресатом, а передающая особь (или передатчик) – адресантом (Eco, 1976; Simpkins, 1996 и др.).

[76] Под потенциальным информационным взаимодействием особи и среды понимается как намеренная эмиссия сообщений, генерированных особью в среду обитания, так и сведения о проявленном поведении, сохраняющиеся некоторое время в биотопах совместного обитания в виде следов жизнедеятельности. И в первом, и во втором случае, информация может быть распознана животными – акцепторами сообщений только при условии попадания информационных носителей (сигналов) в их поле восприятия (Гусев, 2007). При этом получатели информационных сообщений могут проделывать специальные усилия по розыску потенциально адаптивной информации, реализуя эволюционно выработанные стратегии исследования среды обитания и, в частности, опосредованной коммуникации, или получать их случайно. Учитывая совместную эволюцию особи и биогеоценоза, понятие «случайности» восприятий животными информационных сообщений в данном случае относительно.

проявленных особью, с применением унифицированных эколого-этологических показателей взаимодействия особи и окружающей среды. Образцы поведенческой активности животных различной продолжительности описаны в виде последовательностей реакций, складывающихся в цепочки ситуационно обусловленных единиц поведения и функциональные формы активности.

Раскрыт ряд новых сторон эколого-этологических адаптаций обыкновенной лисицы. Исследованы характерные черты защитного, подражательного, территориального, исследовательского и кормопоискового поведения лисиц при их обитании в биотопах, трансформированных деятельностью людей, в частности, населенных одичавшими собаками.

С помощью анализа следов жизнедеятельности лесных куниц впервые исследованы адаптивные функции отдельных деревьев и лесной растительности в целом, имеющие решающее значение для выживания зверей этого вида. Выявлены особенности феномена ложного гона лесной куницы в антропогенной среде обитания.

Исследованы некоторые новые информационные и материально-энергетические аспекты зимней экологии горностая, обитающего в пойменных биотопах Самарской области. С помощью унифицированных показателей поведения впервые формализованы информационные и материально-энергетические стороны взаимодействия ласки со средой обитания. Выявлен ряд новых адаптивных особенностей выживания ласок в биотопах, трансформированных действием антропогенного фактора.

Изучены некоторые эколого-этологические особенности адаптации млекопитающих модельных видов отряда Carnivora (Хищные) к обитанию в среде, трансформированной человеком. Исследована приуроченность активности зверей к тем или иным стациям обитания. Раскрыты особенности кормопоискового, территориального и защитного поведения, использования укрытий и убежищ. Выявлен ряд особенностей, сопровождающих совместное использование территории животными модельных видов исследования.

В отношении лесных куниц проведена формализация различных функциональных форм активности, характерных для представителей вида в природных условиях. Проведена формализация полевых данных, полученных методом зимних троплений. Предложен ряд новых модельных обобщений, учитывающих психофизиологические особенности активности лесных куниц.

Выявлены некоторые особенности взаимодействий особей со средой обитания, наблюдаемые во внутрипопуляционных группировках. Рассмотрено отношение животных модельных видов к информации антропогенного происхождения. Получены и обработаны данные по динамике биоценотических предпочтений животных, наблюдаемой по мере нарастания антропогенной трансформации природы.

Разработан или применен в новом контексте ряд эколого-этологических понятий: иерархическая структура поведенческой активности, ситуационно обусловленная единица поведения, получение внешней информации, ее генерация, использование, хранение и аккумуляция, функциональная форма активности, субъективная новизна и комфортность среды обитания. Информационный подход применен в ходе решения конкретных экологических задач, он дополняет традиционные концепты современной экологии животных.

Работа выполнена в междисциплинарном ключе, объединившем проблематику современной экологии, этологии, нейрофизиологии, психологии животных и зоосемиотики, с привлечением сведений из информологии и кибернетики. Результаты работы могут быть применены в практике экологического мониторинга, а также использованы для построения комплексной экологической концепции, описывающей информационные аспекты экологии особей и популяций.

По мнению автора, данные, приведенные в работе, применимы для оценки антропогенной трансформации биотопов обитания модельных видов. Методы формализации полевого материала, способы анализа данных, полученных на хищных млекопитающих, могут служить образцом для изучения информационных процессов в популяциях других видов животных.

Разделяемые автором теоретические положения имеют следующий вид.

1. Следы жизнедеятельности зверей несут объективную информацию об особенностях их взаимодействий со средой обитания. Причинно-следственная связь между смысловыми компонентами информации такого рода и физическими признаками информационных носителей позволяет изучать воздействие внешней среды на животных на основе анализа следов их жизнедеятельности.

2. Информационные аспекты взаимодействий млекопитающих с внешней средой, наряду с материально-энергетическими, определяют выживание особей и сохранение популяций. Управление адаптивной активностью млекопитающих и их связь с биогеоценозом осуществляется с помощью информации, полученной животными и свидетельствующей о состоянии среды обитания. Сведения о состоянии местообитаний, включая информацию об адаптивной активности конспецификов и гетероспецификов, являются средством приспособления животных к динамике окружающей среды.

3. В результате разделения следовой дорожки на функционально неравнозначные участки, соответствующие отдельным поведенческим реакциям, и дальнейшему исследованию их естественных композиций, возможна реконструкция побудительных причин поведенческой активности.

4. Адаптивная жизнедеятельность территориально локализованной группы наземных млекопитающих, населяющей естественные биотопы, структурирует среду обитания, снижает информационную неопределенность условий,

внешних по отношению к особи, повышает функциональную неоднородность и коммуникативные возможности местообитаний, и в целом, усиливает регулирующий и управляющий потенциал экосистемы. Приспособительная активность млекопитающих, сопровождающаяся получением и использованием внешней информации и накоплением новой информации о результативности собственного адаптивного поведения, создает информационный «ресурс» биогеоценоза, способствующий лучшему использованию его материально-энергетического потенциала.

5. Основными структурными составляющими исследования информационных отношений особи со средой обитания выступают следующие феномены: экологические характеристики ситуации, ассоциированной с ответными двигательными реакциями животных (1), а также элементы ситуационно обусловленных единиц поведения (2). Основными функциональными составляющими исследования информационных отношений особи со средой обитания являются следующие феномены: закономерности формирования ситуационно обусловленных единиц поведения, складывающихся в поведенческую активность определенной функциональной формы (1), а также особенности, динамика и значение функциональных форм активности, в связи с характеристиками среды обитания (2).

6. Объем и содержание информации о состоянии среды обитания, полученные и использованные особью, зависят от поведенческой активности особи, которая, определяясь случайной ситуативной совокупностью экзогенных и эндогенных детерминант поведения, корректируется приспособительными характеристиками результатов деятельности.

7. Зоопсихологические процессы, функции и состояния, оказывающие влияние на деятельность функциональной системы организма, в понимании П. К. Анохина (1968, 1996), а также характеристики биологического сигнального поля, сохраняющего групповой опыт адаптации, в понимании Н. П. Наумова (1977б), обеспечивают генерацию и запоминание особью информации о собственной приспособительной активности во внешней среде. Эта информация, имеющая значение для выживания популяции в целом, накапливается в среде обитания в виде следов жизнедеятельности, оптимизируя ее использование (Никольский, 2013, Рожнов, 2013 и др.).

8. Особенности информационных взаимодействий млекопитающих со средой обитания, включая характеристики полученной информации, имеют видовые, популяционные и индивидуальные различия, а также различаются в половых и возрастных внутрипопуляционных группировках. Индивидуально-типологические вариации информационных взаимодействий особей со средой обитания «сглаживаются» в антропогенной среде обитания, в результате снижения доли тревожных особей в популяции.

9. Обыкновенная лисица, антропотолерантная при обитании в биотопах, измененных человеком, включает в сферу своей активности объекты и события антропогенной природы, расширяя за счет этого пространственный и ресурсный компоненты экологической ниши. Животные антропочувствительных видов (лесная куница, горностай) воспринимают антропогенную трансформацию среды обитания как процесс нарастания информационного шума, снижающий адаптивные возможности структурированной среды обитания, сформировавшиеся в результате приспособительной активности предыдущих поколений. Ласка активно использует сведения об естественных компонентах среды обитания и адаптивном поведении животных близкой экологии, но слабо реагирует на информацию об антропогенных объектах.

10. При обитании в биотопах, трансформированных воздействием человека, обыкновенная лисица снижает информационную неопределенность среды обитания за счет использования дополнительной энергии антропогенных кормов. Животные этого вида проявляют исследовательские реакции и различают уровень опасности, исходящей от объектов среды обитания, трансформированной «антропогеном», затрачивая энергию на исследовательское поведение. Лесная куница также проявляет в антропогенной среде обитания повышенное число двигательных реакций, но, в отличие от лисицы, доля исследовательских реакций в поведении куницы относительно мала, а доля стереотипных реакций – велика. Проявление стереотипных защитных реакций, таких, как избежание контакта с антропогенным объектом и заход на дерево, реализуемых однотипно, с минимальными затратами энергии, вне зависимости от конкретного характера потенциальной угрозы, позволяет лесным куницам выживать в антропогенных условиях, «отказываясь» от получения дополнительной информации о состоянии среды обитания, как это делает лисица. Горностай негативно реагирует на тропы, лыжни и дороги только при переходах к другим кормовым участкам или убежищам, не реагируя на них при кормопоисковом поведении, особенно, при условии постоянного функционирования подобных следов жизнедеятельности людей. Благодаря стереотипным перемещениям, с использованием многолетних троп (в целом – благодаря функционированию биологического сигнального поля), информация о ресурсах и условиях обитания, полученная отдельными особями родентофагов модельных видов данного исследования, накапливается в популяциях и зооценозе в целом, способствуя выживанию зверей. Это особенно актуально в годы неблагоприятного состояния кормовой базы.

11. Виды хищных млекопитающих, характеризующиеся (в своей гильдии) более примитивными возможностями получения, использования и сохранения сведений о состоянии среды обитания, в сочетании с пугливостью и скрытым образом жизни, а также виды, требующие для пропитания и выведения

потомства обширных по площади кормовых участков, особенно нуждаются в сохранении условий существования, максимально приближенных к естественным (Conover, 2002; Мозговой, 2005а; Enserink, Vogel, 2006 и др.).

На основании проделанной работы были сделаны следующие выводы.

1. Поведенческая активность представляет собой своеобразную форму экологической адаптации млекопитающих. Иерархическая структура поведенческой активности особи включает следующие уровни. 1. Элементарная реакция, представляющая собой форму видоспецифического моторного паттерна. 2. Унитарная реакция, состоящая из элементарных реакций (иногда – из одной) и обладающая адаптивным значением. 3. Ситуативная единица поведения, слагающаяся из унитарных реакций и выступающая адаптивным, множественно детерминированным «ответом» особи на случайное стечение обстоятельств, внешних по отношению к особи. 4. Функциональная активность определенной мотивационной направленности.

2. Адаптивная активность, проявленная животными в естественной среде обитания, сопровождается получением, использованием и накоплением сведений о состоянии окружающей среды и результативности приспособительного поведения. В результате сохранения следов жизнедеятельности, приспособительная активность животных создает информационный ресурс среды, способствующий лучшему использованию ее материально-энергетического потенциала.

3. Основными детерминантами приспособительного поведения животных являются видовые, половые, возрастные и индивидуально-типологические характеристики, состояние среды обитания, а также психофизиологические феномены, важнейшими из которых являются целесообразная мотивация, память и научение.

4. Мотивационное состояние особи определяет функциональную форму ее поведенческой активности, которая в условиях, способствующих ее реализации, сохраняется постоянной до насыщения актуальной биологической потребности. Активность лесной куницы в зимний и ранневесенний периоды включает следующие формы: 1) кормопоисковая; 2) переход к другому кормовому участку; 3) ход к месту дневного отдыха (включая отдых в лежке); 4) выход с лежки; 5) обход участка; 6) переход самца к участку обитания самки (и наоборот); 7) миграция к другим местам обитания данной субпопуляции.

5. Проявляя активность в естественных условиях, одновременно с получением информации о состоянии внешних объектов и событиях, особь генерирует новую информацию приспособительного характера. Эта информация, представляющая собой запомненные результаты собственной жизнедеятельности, накапливается во внешней среде в виде следовых отпечатков и преобразованных средовых объектов, и, в этой форме, остается некоторое время доступной для конспецификов и гетероспецификов.

6. Информационно-знаковое поле территориально локализованной группы млекопитающих представляет собой среду обитания, структурированную животными в результате их приспособительной активности. Жизнедеятельность млекопитающих «в информационно-знаковом поле» снижает информационную неопределенность условий, внешних по отношению к особи, повышает функциональную неоднородность среды обитания и ее коммуникативные возможности, и, в целом, повышает регулирующий и управляющий потенциал экосистемы.

7. В антропогенной среде обитания получение и использование животными внешних сведений приобретает особое значение для выживания, в связи с повышенной динамикой внешних условий и «ответным» увеличением числа исследовательских, защитных, ориентировочных и подражательных реакций в поведении особи.

8. Сведения о состоянии среды обитания, полученные разными особями, а также представителями разных видов, популяций и половозрастных групп, различаются по качественным и количественным характеристикам. Также различается направленность животных разных выборок на информационное взаимодействие со средой обитания (определенная по количеству исследовательских реакций, произведенных животными). В антропогенной среде обитания «сглаживаются» различные индивидуально-типологические особенности, в том числе и особенности информационных взаимодействий конспецификов со средой обитания. Снижение поведенческого полиморфизма, по-видимому, происходит в результате повышения в популяции доли особей, характеризующихся уравновешенным типом высшей нервной деятельности, и снижения доли тревожных особей.

9. Выявлен ряд закономерностей рациона, пищевого и территориального поведения хищных млекопитающих-родентофагов, населяющих биотопы Рождественской поймы р. Волги. Возможность их обитания на одной территории обусловлена рядом эколого-этологических особенностей. Это следующие феномены: а) предпочтение специфических для вида микростаций; б) различия плотности поисково-пищевых реакций в отношении основного пищевого ресурса; в) потребление специфических дополнительных и ситуативных кормов. Кормясь на общей территории, лисица обыкновенная, куница лесная и ласка избегают конкуренции не только за счет предпочтения грызунов разных видов как обитателей различных микростаций, но также в результате различной детализации внешней среды, произведенной по ходу поиска кормовых объектов.

10. В антропогенных условиях в поведении лесной куницы были выявлены тенденции, свидетельствующие об общей «стрессированности» животных. Сокращается непрерывная продолжительность кормового поиска, повышается

число заходов на деревья, возрастает число незавершенных локомоторных попыток, реакций мечения, перемещений по своим следам, пробежек галопом.

11. В антропогенных условиях экологические и поведенческие различия лесных куниц разных полов углубляются, включая особенности получения и использования внешней информации. В целом, при экстренной динамике условий среды обитания, самцам свойственны тенденции усиления информационных взаимодействий с внешней средой, а самкам, в результате дифференцировки внешних сведений и избирательного избежания антропогенной информации – ослабления. Самцы лесной куницы проявляют большее, чем самки, количество исследовательских реакций на объекты антропогенного происхождения, совершают более длительные переходы и в большей мере испытывают негативное влияние антропогенной трансформации среды обитания.

12. В поведенческой активности лисицы обыкновенной, населяющей антропогенно трансформированные местообитания, наблюдается ряд адаптивных особенностей. Сюда относятся следующие феномены: 1) возрастание доли подражательного поведения, в частности, учащение локомоции по своим следам или следам других особей; 2) повышение значений параметров информационно-знакового поля, то есть увеличение числа и разнообразия воспринятых объектов и повышение числа элементарных реакций, проявленных при их восприятии; 3) увеличение числа попыток передвижения в направлении, противоположном основному; 4) повышение доли исследовательских реакций, в сравнении со средним показателем, определенным для данной функциональной формы активности; 5) переориентировка перемещения без «привязки» к объекту; 6) повышение числа реакций мечения, ориенитровки, перемены аллюра, левой ориентации, лазанья по вертикали; 7) уменьшение продолжительности непрерывного блока кормопоисковой активности; 8) возрастание доли зигзагообразного передвижения по территории, снижение доли прямолинейных переходов.

13. Получение и использование сведений о состоянии среды обитания, а также «ответ» популяций разных видов хищных млекопитающих на антропогенную динамику внешних условий, характеризуются различной скоростью. При запаздывании адаптивного ответа на динамику внешних условий, антропогенная трансформация среды обитания может быть рассмотрена как нарастание информационного шума. При этом снижаются адаптивные возможности средовой информации (то есть, возможности биологического сигнального поля), образовавшейся по ходу приспособительной деятельности особей предыдущих поколений.

ФОТОМАТЕРИАЛЫ



Фото 1. Склон оврага южной экспозиции, расположенного в северной рекреации г. Самары, в 7 *км* от окраины жилых кварталов Приволжского микрорайона. Поросшая дубовым лесом овражисто-балочная местность – одно из мест обитания модельных видов данного исследования (обыкновенной лисицы, лесной куницы, горностая и ласки). Видны следы стаи бродячих собак, состоящей из трех особей небольшого размера, проложенные в верхней части склона. Высокая левобережная пойменная терраса р. Волги, Студеный овраг, декабрь 2010 г.



Фото 2. Лес и луг в пойме р. Волги, локализованной напротив г. Самары и отделенной от городских кварталов руслом реки. От этого участка до центра г. Самары – не более 4 *км*. Гладь Волги создает естественную преграду, особенно важную для животных в период выведения молодняка. Низменная правобережная Рождественская пойма р. Волги, февраль 2010 г.



Фото 3. Следы зверей на пойменном лугу. Левее дерева – следы зайца-беляка, выпрыгнувшего с лежки, правее – следовые дорожки лесной куницы и горностая, переходящих на другой кормовой участок. Горностай перемещается вдоль пологого склона берега ниже лесной куницы, то есть ближе к воде. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 4. Вырубка, засаженная молодыми соснами, расположенная в 1.5 *км* восточнее лесного массива Поворотный Колок (пойма р. Кобельма).. По границам этой местности, заросшей перестойным широколиственным лесом и приспевающими сосновыми лесопосадками, куница обитала еще 10 лет назад. Красноярский район Самарской области, 4 декабря 2011 г.



Фото 5. Следы лесной куницы, идущие по заметенной снегом тропе зайца-беляка, а затем поворачивающие влево, к дереву. Рождественская пойма р. Волги, 28 февраля 2010 г.



Фото 6. В направлении локуса интенсивной жировки, расположенного в верхней части склона оврага, ласка перемещается по следам лесной куницы. Северная рекреация г. Самары, Студеный овраг, 29 марта 2012 г.



Фото 7. Подражательное поведение обыкновенной лисицы, проявленное на следах лесной куницы. Лисица (в верхней части фотографии ее следы находятся справа) спускается с высокой придорожной обочины на грунтовую дорогу, ориентируясь по следам куницы. Рождественская пойма, 28 февраля 2010 г.



Фото 8. Следы горностая, ориентирующего перемещение по следам лесной куницы вдоль пологого берега пойменного озера. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 9. Защитная реакция горностая (избегание), проявленная при попытке пересечь дорогу, по которой проложена свежая лыжня. Правее – следы лесной куницы. Форма активности обеих особей – переход на другой кормовой участок. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 10. Следы горностая (предположительно, самки) локализованы неподалеку от припорошенных снегом следов лесной куницы. Рождественская пойма, 9 марта 2012 г. «Животные тех видов, которые обычно проявляют повышенную осторожность в отношении антропогенных объектов, тем не менее информационно ассимилируют урбанизированную среду, причем происходит это опосредованно, через следы деятельности более лабильных видов [коинформативного – Э. В.] комплекса, посредством подражательных реакций на объекты знакового ландшафта, относительно идентичного для всей группы. Таким образом, совместная поведенческая активность в знаковом поле информирует животных о состоянии среды обитания, и, в конечном итоге, корректирует их адаптивные поведенческие реакции» (Владимирова, Мозговой, 2006а, с. 232).



Фото 11. Свежие и оставленные ранее, полузаметенные снегом следы лесной куницы, ориентированные вдоль полосы древесной растительности, произрастающей по краю высокого берега Волжской протоки. Рождественская пойма, 11 марта 2012 г.



Фото 12. Лесная куница (предположительно, самец) исследует наброды врановых птиц. На заднем плане, за Волгой, видны жилые кварталы г. Самары. Рождественская пойма, 10 марта 2014 г.



Фото 13. Ход лесной куницы галопом по мартовскому насту (табл. 4, унитарная реакция u_1, элементарная реакция $y_{1.1}$). Северная рекреация г. Самары, Студеный овраг, 29 марта 2012 г.



Фото 14. Перемена двухчетки на шаг, произведеная лесной куницей после поворота направо, перед пересечением дороги со свежими следами снегохода, свидетельствует о проявлении особью осторожности (табл. 4, унитарные реакции u_1 и u_2, элементарные реакции $y_{1.1}$, $y_{1.1}$, $y_{1.2}$, $y_{2.1}$). Рождественская пойма, 28 февраля 2010 г.



Фото 15. Лесная куница останавливается возле основания ствола дерева (табл. 4, унитарная реакция u_9, элементарная реакция $y_{9.3}$). Рождественская пойма, 10 марта 2014 г.



Фото 16. Покопка лесной куницы, выполненная по ходу добычи мышевидных грызунов (табл. 4, унитарная реакция u_{24}, элементарная реакция $y_{24.1}$, а также элементарные реакции $y_{1.1}$, $y_{1.2}$, $y_{23.1}$ $y_{23.2}$). Левобережная дубрава в рекреационной зоне г. Самары, 7 *км* к северу от жилых кварталов Приволжского микрорайона, 29 марта 2012 г.



Фото 17. Лесная куница метит мочой место захода на груду древесных стволов (табл. 4, реакции $y_{1.1}$, $y_{33.1}$, $y_{33.2}$). Рождественская пойма, 10 марта 2014 г.



Фото 18. Лесная куница протаскивает под брюхом и исследует ветку, торчащую из-под снега (табл. 4, реакции $y_{1.1}$, $y_{19.2}$, $y_{35.1}$). Рождественская пойма, 8 марта 2014 .



Фото 19. Следы лесной куницы трех разных степеней давности, расположенные возле пенька, служащего субстратом для нанесения мочой пахучих меток (табл. 4, реакции $у_{1.1}$, $у_{19.1}$, $у_{19.2}$, $у_{19.1}$, $у_{194.1}$, $у_{19.6}$, $у_{36.2}$). Рождественская пойма, 11 марта 2012 г.



Фото 20. Покопка лесной куницы, расположенная в верхней, пологой части склона оврага северной экспозиции, где «лучше развита и травянистая и древесная растительность, то есть для мышевидных грызунов лучше и кормовые и защитные условия» (Новиков, 1959, с. 235). Северная рекреация г. Самары, Студеный овраг, 29 марта 2012 г.



Фото 21. Кормопоисковая активность лесной куницы: перемещение к месту обитания мышевидных грызунов (завал валежа и низко склонившиеся ветки дерева), покопка и поедание корма, ход влево, по направлению к ближайшему дереву. Рождественская пойма, 6 марта 2014 г.



Фото 22. Следы кормового поиска лесной куницы идут по возвышенности, поросшей лесом, вдоль крутого берега протоки Воложки. Подобная локализация следовой дорожки способствует защите от внезапного нападения, что особенно важно в среде обитания, трансформированной действием антропогенного фактора. Рождественская пойма, 7 февраля 2010 г.



Фото 23. Переход лесной куницы между кормовыми участками осуществляется по луговой и кустарниковой пойме. Рождественская пойма, 6 марта 2014 г.



Фото 24. Лесная куница (следы справа) переходит от одного кормового участка к другому по луговине, поросшей кустами шиповника. Слева – следовая дорожка обыкновенной лисицы. Рождественская пойма, 8 марта 2014 г.



Фото 25. Входной (выше по склону) и выходной следы лесной куницы из логова, расположенного в повалившемся осокоре на краю кормового участка. Рождественская пойма, 27 февраля 2014 г.



Фото 26. Прежде чем зайти в логово, расположенное в кроне упавшего и засыпанного снегом осокоря (на заднем плане), куница делает петлю, меняя направление хода. Рождественская пойма, 11 марта 2012 г.

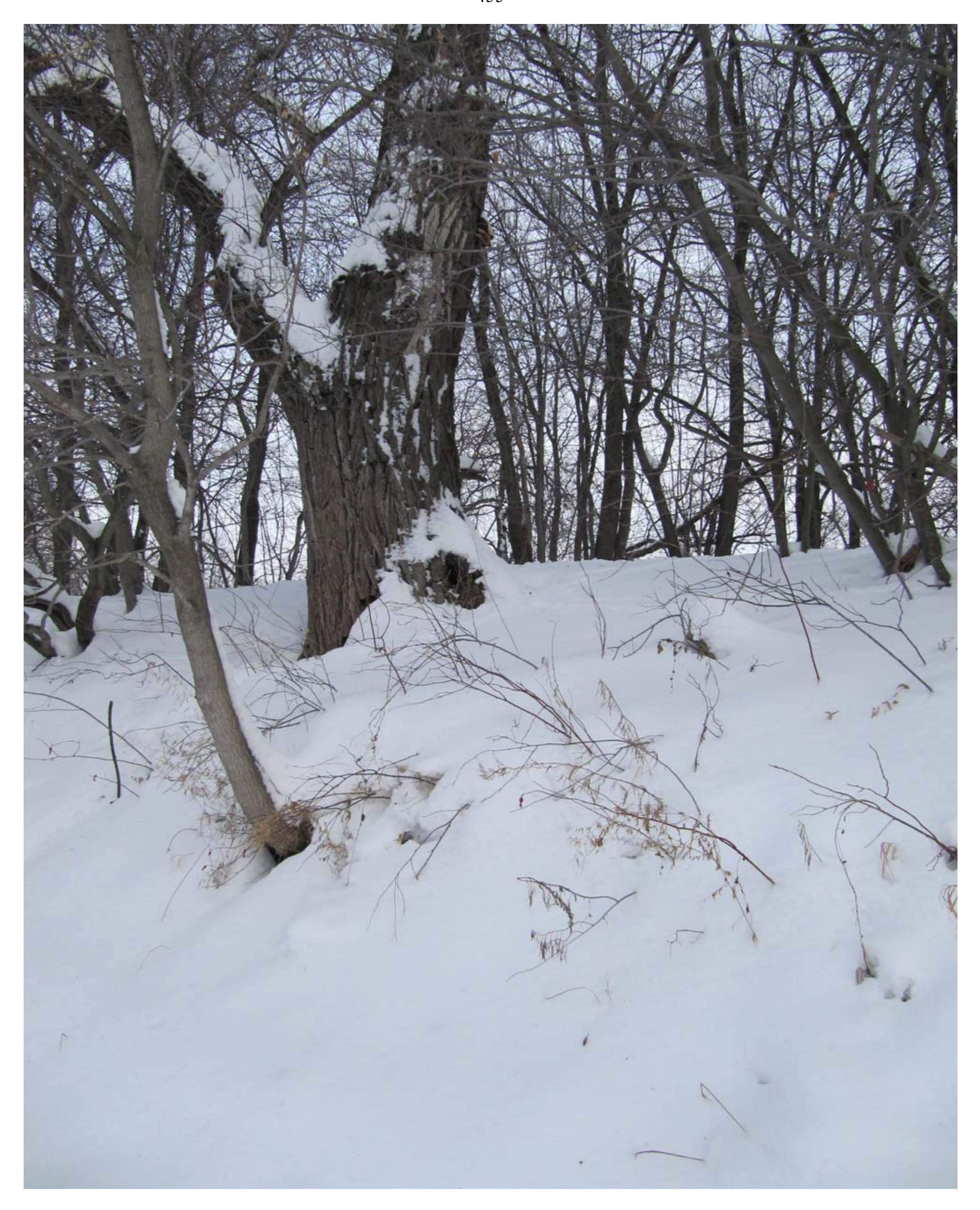


Фото 27. В дупле старого осокоря, растущего на крутом берегу пойменного озера, более сорока лет располагались выводковые убежища (логова) разных поколений лесных куниц. (Использование этого дупла куницей для выведения потомства было отмечено Д. П. Мозговым летом 1977 г., в это время дерево было уже очень старым). В зимнее время года самками лесной куницы дупло использовалось как место дневного убежища. Рождественская пойма, февраль 2010 г.



Фото 28. На границе кормового участка самки лесной куницы произрастает вяз, ствол которого неоднократно использовался для нанесения пахучих меток. В данном случае метка была оставлена самцом, который пришел на кормовой участок самки во время ложного гона. Участок 6 (табл. 16), 28 февраля 2010 г.



Фото 29. Покопка в поиске мышевидных, сделанная лисицей обыкновенной возле стеблей чертополоха колючего (*Carduus acanthoides* L.). Грызуны концентрируются в подобных местах, так как используют семена бурьянных трав в пищу. Самарская область, пойма р. Кобельмы. 4 декабря 2011 г.



Фото 30. Неоднократно использованное лисицей место захода в сосновую лесопосадку. Лисицы чаще обычного заходят в лесопосадки во время ветреной погоды или перед ненастьем... Самарская область, Красноярский район, приспевающий сосняк искусственного происхождения, произрастающий в 4 *км* к западу от пос. Калиновка. 4 декабря 2011 г.



Фото 31. Ход лесной куницы по низинке, образованной старой, занесенной снегом лыжней. Рождественская пойма, февраль 2012 г.



Фото 32. Выйдя из леса, самец лесной куницы идет двухчеткой по просеке, вдоль которой проложена ЛЭП, затем большими прыжками пересекает дорогу со свежими следами людей. Рождественская пойма, февраль 2010 г.



Фото 33. Двухчетка горностая, проложенная по свежему рыхлому снегу на границе пойменной дубравы и закустаренного луга. Слева – следы зайца-беляка. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 34. Горностай идет по следам мышевидного грызуна. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 35. Выходной след горностая из дневного убежища, расположенного в завалах растительного мусора. Следы идут по направлению к кормовому участку. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 36. Следы охоты горностая в зарослях тростника на обочине лесной дороги, которая на этом участке идет по пологому берегу пойменного озера. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г.



Фото 37. Горностай заметил дорогу и сделал резкий крюк вправо, прежде чем пересечь ее большими прыжками. Рождественская пойма, 20 февраля 2012 г

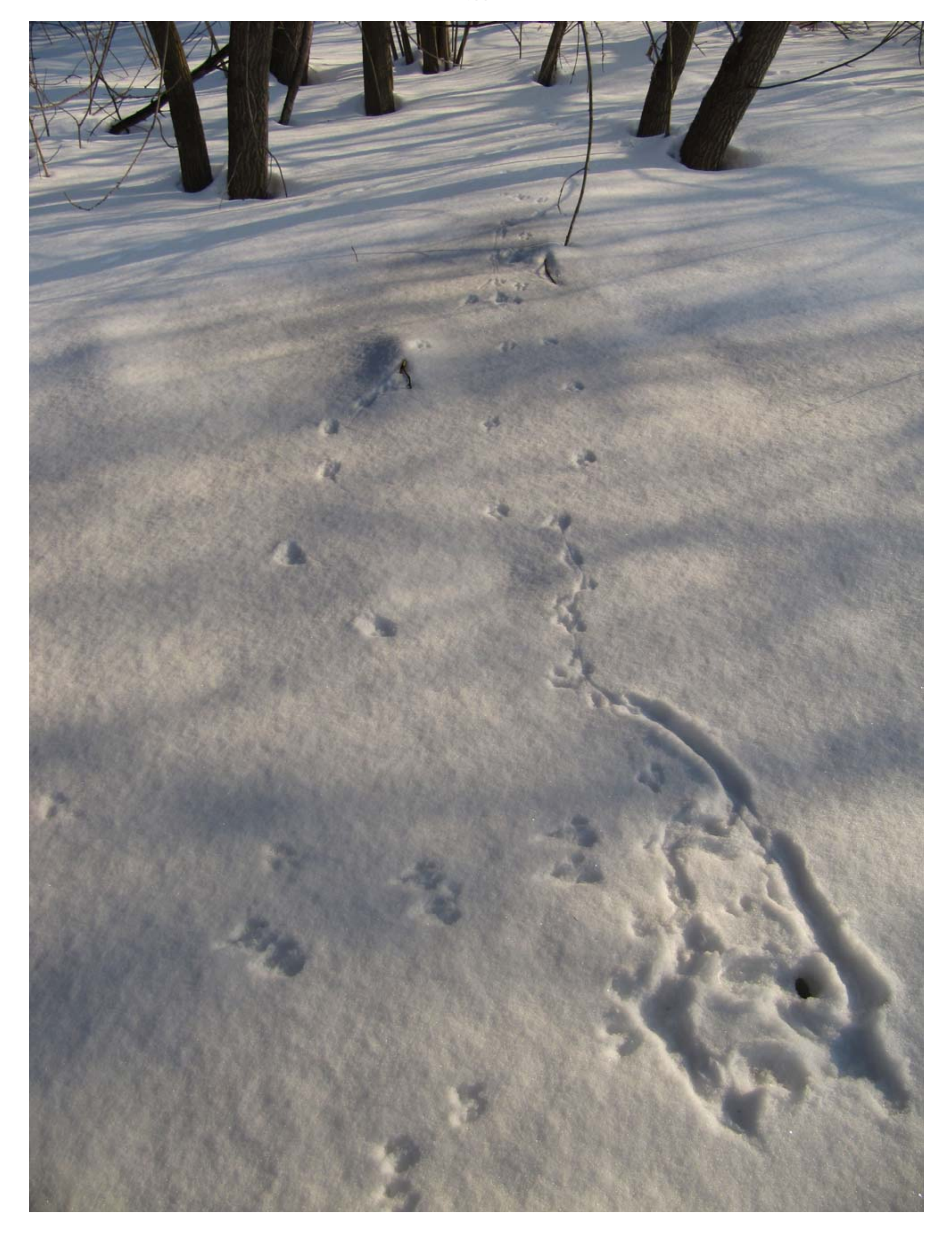


Фото 38. Следы и покопка ласки. Ласка исследует (обнюхивает) основания веток, торчащих из-под снега, так как из воздуховодных отдушин, проходящих вдоль веток, обычно доносится запах мышевидных грызунов (Башенина, 1977). Рождественская пойма, 6 марта 2014 г.



Фото 39. Убежище ласки под валежиной. Две параллельные борозды (левая видна отчетливее), ведущие к короткой боковой ветке – следы многократных заходов ласки в убежище в постоянных местах. Северная рекреация г. Самары, Студеный овраг, 29 марта 2012 г.



Фото 40. Борозда, проложенная в снегу лесной куницей, перемещавшейся по крутому склону берега протоки, – от убежища, локализованного в дупле осокоря, к падали на льду. Рождественская пойма, февраль 2010 г.



Фото 41. Собака, пришедшая, судя по следам, со стороны с. Рождествено, раскопала убежище горностая, расположенное на склоне берега протоки. (Около убежища видны входной и выходной следы горностая, заметенные снегом). Рождественская пойма, март 2012 г.



Фото 42. Следы лисицы на валежине. Студеный овраг, декабрь 2004 г. Направление передвижения особи – из нижнего правого угла фотографии. Можно наблюдать перемену зон активности: лисица пошла по поваленному дереву.



Фото 43. Тот же осокорь, что показан на фотографиях 27 и 40, но уже после его падения, имевшего место летом или осенью 2011 г. Куница ходит по заснеженному стволу упавшего дерева, в дупле которого много десятков лет до этого времени располагались выводковые убежища куниц, а в зимнее время дупло тогда еще стоящего дерева постоянно использовалось для дневных убежищ. Рождественская пойма, 28 января 2012 г.

В последующие годы ближайшие окрестности данной валежины практически не посещались самками (или самкой) куниц, а привычное место их (или ее) дневного отдыха переместилось на 0.6 *км* к юго-востоку (фото 25 – 26). Тем не менее, самец лесной куницы, обитающий поблизости (один из его его кормовых участков располагается примерно в 1.3 *км* к юго-востоку от места упавшего осокоря), в конце зим 2011–2012 гг, 2012–2013 гг. и 2013–2014 гг. продолжал периодически приходить к месту упавшего осокоря и оставлять здесь свои метки, после чего, перемещаясь точь-в-точь по своему следу, возвращался обратно, несмотря на то, что, начиная с полевого сезона 2012 – 2013 гг., следов самок теперь здесь не было. Самка перестала посещать место упавшего осокоря не сразу после его падения, а, видимо, только после того, как летом 2012 г. устроила выводковое гнездо в новом месте.

ГЛОССАРИЙ

Автомат (в кибернетике) – «объект, способный воспринимать конечное число сигналов и изменять в зависимости от них свое внутреннее состояние» (Цетлин, 1963, с. 3). Автоматы широко используются в качестве моделей поведения живых организмов, проявляющих адаптивную активность в случайных средах (Гаазе-Рапопорт, 1961; Цетлин, 1963, 1969 и др.). В общем виде, переход от одного внутреннего состояния автомата в другое осуществляется «либо по приему стимула (входного сигнала), либо по выдаче реакции (выходного символа). Допускаются также переходы по отсутствию стимула» (Бурдонов и др., 2003, с. 7). «На один и тот же входной сигнал автомат может реагировать по-разному, в зависимости от состояния, в котором он находился (схемы с памятью)» (Князьков, Волченская, 2008).

Первоначальное намерение особи воспринимать сигнал (объект) определенного класса может подвергаться одношаговому изменению (перенос внимания, процесс выбора класса объекта из классов объектов, встреченных особью в некоторый дискретный момент времени) (Владимирова, Савинов, 2013).

Чем дальше в векторном пространстве лежит состояние особи от состояния гомеостатического равновесия, тем более детерминированное поведение она проявляет (Эшби, 1959).

Адаптация (приспособление) **–** «совокупность реакций живой системы, поддерживающих ее функциональную устойчивость при изменении условий окружающей среды» (Шкорбатов, 1971, с. 146).

Анизотропность информационно-знакового поля – число объектов внешней среды, при восприятии которых исследуемая особь проявила поведенческие реакции, приведенное к определенной протяженности следовой дорожки (например, к 1000 *м*) (Мозговой, 2005а).

Биологическая потребность – состояние, которое создается нуждой особи во внешних объектах, необходимых для поддержания ее дальнейшей жизнедеятельности; «источник» активности особи, определяющий конкретную разновидность и продолжительность функциональной формы активности (Краткий…, 1975; Хайнд, 1975; Физиология…, 2000; Александров и др., 2007 и др.). Различные биологические потребности создают различные мотивационные состояния. Важнейшим свойством особи, обладающей биологической потребностью, является направленность восприятия во внешнюю среду, необходимая для удовлетворения потребности (Hebb, 1949; Teuber, 1960; Malrieu, 1952; Узнадзе, 2004; Гусев, 2007 и др.).

Биологическое сигнальное поле млекопитающих, по Н. П. Наумову (1971, 1973, 1975, 1977а, 1977б), – упорядоченная совокупность изменений, вносимых деятельностью животных в среду своего обитания; при этом среда

обитания играет роль канала передачи вещества, энергии и информации, а также становится местом накопления сведений о событиях, происходивших ранее. «Приобретая информационное значение, такая система сигналов имеет значение регулятора поведения индивидов и становится фактором организации и управления процессами, происходящими в популяциях отдельных видов и сообществ, занимающих данную территорию» (Наумов, 1976). «Биологическое сигнальное поле – это вся сумма информации о присутствии вида в среде, в форме различных сигналов, характерных следов жизнедеятельности, включая изменения рельефа и растительности» (Шилов, 1997).

Величина информационно-знакового поля – число классов объектов внешней среды, включенных особью в сферу своей активности, приведенное к определенной протяженности следовой дорожки (например, к 1000 *м*) (Мозговой, 2005а). Величина поля выражается числом классов тех объектов, которые учитываются в составе показателя «анизотропность поля».

Внутреннее состояние особи – совокупность психофизиологических характеристик особи, к которым относятся: 1) видовая принадлежность особи, ее пол и возраст; 2) физиологическое состояние особи, актуальная биологическая потребность, интенсивность и специфика мотивации, врожденные и сформированные в онтогенезе рефлексы, эмоции, спокойствие или тревога, а также иные психические детерминанты поведения; 3) поведенческие реакции, прежде проявленные особью (Hebb, 1949; Костандов, 2004 и др.). В ходе детальных троплений, вторая группа внутренних состояний особи учитывается в виде функциональной формы ее поведения, а третья – в виде унитарных и элементарных реакций, проявленных особью (Владимирова, Морозов, 2014). Внутренние состояния особи – это эндогенные детерминанты ее поведения.

Гильдия – группа видов, использующих совокупность ресурсов среды обитания сходным образом (Джиллер, 1988).

Знаковый объект – материальный объект (или явление) внешней среды, который у особи, его воспринявшей и отреагировавшей на него, вызвал представления не только о материальной сущности данного знакового объекта, но также и об иной ситуации, связанной с этим знаковым объектом ассоциативной связью по памяти и предвосхищающей возможность достижения особью полезного результата своей активности. Знаковый объект – это экзогенный детерминант поведения особи в естественной среде обитания.

При обитании в естественной среде в пределах видового ареала, классы воспринятых особью знаковых объектов определяются видовой принадлежностью, текущей функциональной формой активности и индивидуальными особенностями онтогенеза особи. По Я. фон Юкскеллю (Uexkull, 2001), совокупность классов знаковых объектов соответствует видовому или индивидуальному умвельту, а, по мнению гештальтпсихологов

(Koffka, 1935 и др.), – врожденным и приобретенным гештальтам. Предполагается соответствие множества классов объектов, воспринятых особями данной субпопуляции, ресурсам и условиям реализованной экологической ниши.

Знак – материально-идеальная сущность; знаковый объект, активировавший ассоциативный процесс в психике особи. В зависимости от контекста, знак – это знаковый объект и/или знаковая функция. Поведенческая реакция особи, воспринявшей знаковый объект, является достаточным признаком наличия знаковой функции (Morris, 1971a, 1972b). Иногда понятие «знак» отождествляется исключительно с понятием «знаковый объект». «Знак – материально-чувственно воспринимаемый предмет (явление, действие), который выступает как представитель другого предмета, свойства или отношения» (Советский …, 1984, с. 464).

Приведем несколько определений понятия «знак», пригодных для целей эколого-этологического исследования (Vladimirova, Mozgovoy, 2003).

1. Знак – движение от воспринятой формы к некоторому содержанию, из видового или индивидуального опыта пользователя знака (в семиотической терминологии, знак – движение от означающего к означаемому). К примеру, для лисицы, переходящей с одного кормового участка на другой, следы полевки на снегу выступают знаком самой полевки и побуждают начать поисково-пищевое поведение.

2. Знак – объект или явление, замещающее для мотивированной особи, обладающей опытом адаптивного взаимодействия с внешней средой, что-либо другое, в определенном смысле или качестве. К примеру, в период ложного гона, при низкой численности самцов лесной куницы, следы самцов обыкновенной лисицы вызывают у самок лесной куницы такие реакции, как если бы это были следы самцов куниц – передвижение по следам, мечение, трение о грунт. Знак побуждает пользователя к деятельности, соответствующей его доминирующей мотивации (намерению), однако, с вероятностью менее ста процентов.

3. Знак – то, что отсылает пользователя знака к чему-либо, отличающемуся от самого знака (то, что вызывает у пользователя знака представление о чем-либо, отличающемся от воспринятой формы, но ассоциативно с ней связанном). К примеру, следы лисиц, воспринятые несколько раз подряд самкой лесной куницы на относительно короткой дистанции, вызывают у неё, как правило, защитную реакцию – заскок на ближайшее дерево и дальнейшую локомоцию «верховым» ходом.

Важно, что знак является таковым не «сам по себе», а в составе внутренней «модели» окружающей среды, сложившейся в психике особи, мотивированной какой-либо потребностью. Поэтому есть смысл исследовать знаковые процессы на основании поведенческих реакций, проявленных теми животными, чье

знаковое взаимодействие со средой обитания исследуется. При этом предполагается, что знаковый процесс – это не только метафорическое «движение» психической деятельности, инициированное ассоциативными связями, но также и конкретная адаптивная активность, стимулированная восприятием особью знакового объекта.

Иерархическая структура поведения – устройство процесса поведения особи в виде множеств (уровней), последовательно подразделенных на элементы более низкого уровня. Активность особи, рассмотренная за период в несколько суток, делится на суточные активности, которые, в свою очередь, подразделяются на функциональные формы активности. Они делятся на ситуативные единицы поведения, которые, в свою очередь, подразделяются на унитарные реакции. Низшим уровнем, элементы которого складывают унитарные реакции, является уровень элементарных двигательных реакций (Владимирова, 2010л).

Инстинкт – «наследственные поведенческие реакции» (Мантейфель, 1980, с. 9); «эволюционно выработанная врожденная приспособительная форма поведения, свойственная данному виду животных, представляющая собой совокупность врожденных сложных реакций, проявляющихся в ответ на специфические внешние и внутренние раздражители» (Реймерс, 1988, с. 126). «Инстинкт представляет собой своего рода «видовую память», передаваемую от поколения к поколению по наследству» (Меннинг, 1982, с. 32). «Под инстинктом понимают совокупность сложных, наследственно обусловленных актов поведения, совершаемых в ответ на внешние и внутренние раздражители для удовлетворения основных биологических потребностей» (Зорина и др., 2002, с. 5). Инстинктивное поведение характеризуется высокой адаптивностью, оно стереотипно, определено генетически, обусловлено контекстом происходящего (Хайнд, 1975; Дьюсбери, 1981; Мак-Фарленд, 1988; Фабри, 1993 и др.)

К. Лоренц предложил называть инстинктивные поведенческие реакции «комплексом фиксированных действий» (КФД) и построил модель инстинктивного поведения, в которой отразил свойства КФД: они вызываются специфическими релизерами, относятся к «самоистощающимся» реакциям. Для КФД характерны: независимость от прошлого опыта, возможность самопроизвольного запуска, иногда – ригидность, неадекватность отражения свойствам объективной реальности (Lorenz, 1950, 1955).

На конкретную реализацию инстинктивного поведения частично влияют факторы внешней среды и условия развития особи. Нельзя однозначно сказать о каком-либо сложном поведении, что оно не несет последствий онтогенетического научения, или, в широком смысле, не имеет модификаций, вызванных развитием особи в тех или иных условиях (Lorenz, 1965). Тем не менее, выявлена закономерность соотношения инстинктивного поведения и

поведения, приобретенного в результате научения: научить особь можно лишь тому, что не противоречит ее инстинктивным наклонностям, «границы» обучения также определяются видоспецифически (Фабри, 1993; Владимирова, Мозговой, 2004).

Интенсивность поведения – темп поведения, нагруженность восприятия сигнала двигательными ответами (Мозговой, Владимирова, 2002, с. 214).

Информационно-знаковое поле (или знаковое поле) – среда обитания, в которой животные проявляют свою адаптивную поведенческую активность, в результате чего среда приобретает структуру, то есть становится функционально неоднородной для дальнейшего использования (Vladimirova, 2009). Знаковое поле может быть понято как «совокупность информационных ресурсов биогеоценоза, выявляемая на основе поведенческих реакций животных, для которых эти ресурсы представляют адаптивное значение» (Мозговой, 2005б). С точки зрения кибернетики, информационно-знаковое поле представляет собой комплексную многокомпонентную систему, факторы которой организуют поведение.

Информационное взаимодействие – «любое взаимодействие между объектами, в процессе которого один приобретает некоторую субстанцию, а другой ее не теряет». При этом «передаваемая субстанция называется информацией» (Янковский, 2000).

Информационное поведение – процесс приобретения и обновления особью опыта адаптивного взаимодействия со средой обитания, результаты которого запоминаются животным как информация о среде обитания (Владимирова, Савинов, 2013). Так как информационное поведение редко встречается в чистом виде, обычно сопровождая кормовой поиск, территориально-маркировочное поведение, ход на отдых и другие функциональные формы активности зверей, вместо термина «информационное поведение» можно использовать термин «информационные аспекты поведения».

Информация – сведения, сообщения, которые снимают существующую до их получения неопределенность (Шеннон, 1963); «энергетически слабое воздействие, воспринимаемое организмом как закодированное сообщение о возможности многократно более мощных влияний на него со стороны других организмов или факторов среды и вызывающее его ответную реакцию» (Реймерс, Яблоков, 1982, с. 60). В зоопсихологическом контексте, информация – это любые сведения о характеристиках естественных местообитаний, полученные животными в ходе их двигательного взаимодействия с внешней средой.

«Информация», представляющая собой «сведения об окружающем мире, которых не было до ее получения или приобретения путем исследования» определяется через ее основные свойства: 1) способность увеличивать

упорядоченность объекта; 2) обеспечение связи между источником и реципиентом (Винер, 1968); 3) проявление в форме материальных носителей (Morris 1971; Чораян, 1981; Янковский, 2000; Чернавский, 2001); 4) способность отражать разнообразие, организацию (Эшби, 1959); 5) возможность преобразования, измерения, проведенного независимо от формального выражения, инвариантность физической природы носителей (Нейман, 1960; Шеннон, 1963; Дубровский, 1980); 6) участие в обеспечении управления и целенаправленных действий (Колмогоров, 1987).

По одному из определений, информация, как «первичный атрибут мира», является «универсальным свойством любой материальной системы», наряду с материей и энергией (Орлов, Филиппов, 1976; Татров, 2006 и др.). При этом ее функции специфичны: «информация есть информация, а не материя и не энергия» (Винер, 1968).

В эколого-зоопсихологическом контексте под информацией понимаются сведения о характеристиках естественных местообитаний, полученные животными в ходе их двигательного взаимодействия с внешней средой (Владимирова, Савинов, 2013).

Коинформативный комплекс популяций – система, сформированная на основе преимущественного и относительно интенсивного реагирования особей разных популяций на одни и те же объекты внешней среды. Когерентные характеристики (мера взаимосвязанности) одного комплекса проявляются в трех основных направлениях. Во-первых, обнаруживается сходство знаковых полей популяций этих видов по качественному составу объектов, вызвавших двигательные реакции животных. Во-вторых, информационная ценность объектов, воспринимаемых всеми видами комплекса, как правило, выше ценности объектов, воспринимаемых видоспецифично. В третьих, наблюдаются различия в потребности разных видов в информационном ресурсе среды, несущем сведения о приспособительных реакциях животных данного комплекса, то есть наблюдается иерархия межвидовых сигнальных отношений (Владимирова, Мозговой, 2006а).

Конечный автомат (в теоретической кибернетике) – устройство, имеющее входной и выходной каналы и находящееся в каждый дискретный момент времени в одном из возможных состояний, причем число элементов входного и выходного алфавитов, а также число состояний, – конечно. (Кудрявцев и др., 1985, 2009; Бурдонов и др., 2003 и др.).

Контекст поведенческой активности – смысловая нагрузка на ситуацию, определяющая характер поведенческого «ответа» особи; значение двигательной активности, которое формально выражается функциональной формой активности. Млекопитающие, обладающие психикой (своеобразной способностью живых существ создавать адаптивные модели реальности), существуют не столько в мире стимулов, как они понимаются рефлексологами,

сколько в мире значений, порождаемых живым организмом при восприятии стимулов (Костандов, 2006). Обладая психикой, млекопитающие создают и реализуют адаптивные модели взаимодействия с экосистемой, реализуемые в виде поведенческой активности той или иной функциональной формы, мотивированной биологической потребностью.

Метка – «долгоживущий сигнал, нанесенный на носитель; частный случай сигнала» (Пучковский, Буйновская, 2013, с. 168).

Метод детальных троплений следов жизнедеятельности млекопитающих – техника сбора полевого материала, при которой все дискретные двигательные (и экскреторные) реакции, проявленные вытрапливаемым животным, учитываются и соотносятся с объектами окружающей среды, восприятие которых сопровождалось генерацией этих реакций. Тропления проводятся по направлению перемещений вытрапливаемой особи, с определением ведущей функциональной формы поведенческой активности животного и пройденного им расстояния. Анализ принадлежности дискретных реакций и объектов окружающей среды к определенным разновидностям и классам производится в соответствии с формализованными перечнями реакций и объектов, соответствующими видовой принадлежности особи и биогеоценотическим характеристикам местообитаний (Владимирова, 2012л; Владимирова, Морозов, 2014).

Мотивация – «побуждение, вызывающее активность организма и определяющее ее направленность» (Краткий…, 1985). Различия специфических мотивационных состояний определяются различиями актуальных биологических потребностей. Уровень (интенсивность) мотивации особи – это отношение числа объектов, воспринятых особью, к числу их классов, или, иными словами, отношение анизотропности знакового поля особи к его величине. Позволяет определить степень выраженности доминантного типа поведения, или, иными словами, интенсивность сохранения особью какого-либо функционально значимого типа поведения в течение некоторого времени.

Напряженность информационно-знакового поля – число элементарных двигательных реакций, произведенных особью при генерации ею следовой дорожки определенной протяженности (например, 1000 *м*) (Мозговой, 2005а).

Отпечаток позы особи – материальный эквивалент элементарной двигательной реакции, сохраняющийся на снегу или на грунте в течение некоторого времени после акта адаптивной жизнедеятельности, проявленного особью.

Поведение животных – «вся совокупность проявлений внешней, преимущественно двигательной, активности, направленная на установление жизненно необходимых связей организма со средой» (Фабри, 1976); «способность изменять свои действия, реагировать на влияние внутренних и внешних факторов» (Гапонов, Простаков, 1998).

С точки зрения кибернетики, поведение животных является предсказуемым на больших временах множественно детерминированным биологическим процессом, характеризующимся устойчивым набором факторов начального и конечного состояния и ситуационно зависимым динамическим хаосом промежуточного состояния.

Поведенческая реакция – унитарная реакция или элементарная двигательная реакция. Данное обобщенное название используется при троплениях в тех случаях, когда конкретные разновидности реакций исследователем еще не определены, то есть, не приняты решения о непротиворечивом соотнесении наблюдаемых отпечатков поз животного с соответствующими унитарными реакциями и их составными частями, с одной стороны, и классами объектов окружающей среды, воспринятыми наблюдаемой особью, – с другой.

Показатели информационно-знакового поля – напряженность информационно-знакового поля, его анизотропность и величина (основные показатели поля), а также ценность одного знакового объекта, эквивалентная дистанция, удельная анизотропность, удельная величина и показатель мотивации особи (Мозговой, 1980, 2005а; Мозговой, Розенберг, 1992; Владимирова, Мозговой, 2004, 2006б, 2007а).

Показатели поведения особи – элементарная реакция, унитарная реакция, ситуативная единица поведения, функциональная форма активности, суточная активность и поведенческая активность особи, рассмотренная за период в несколько суток.

Промежуточные переменные – «недоступные прямому наблюдению психические компоненты процесса поведения (значение, цель, мотив, когнитивная карта), выступающие в роли посредника между стимулом как независимой переменной и ответной реакцией как зависимой переменной» (Краткий …, 1985, с. 262).

Психика – способность животных, достигших определенной ступени эволюционного развития, к построению адаптивных моделей реальности. Психика координирует и интегрирует взаимодействие особи и среды ее обитания.

Сигнал – «процесс или явление, несущее сообщение о каком-либо событии и ориентирующее живую систему относительно этого явления; сигнал является фактором, вызывающим направленную, целесообразную разрядку свободной энергии» (Мозговой, Розенберг, 1992, с. 118).

«Сигнал (от лат. *signum* – знак) – знак, физический процесс (или явление), несущий сообщение (информацию) о каком-либо событии, состоянии объекта наблюдения, либо передающий команды управления, указания, оповещения и т. д. (напр., световой сигнал светофора)» (Советский энциклопедический словарь, 1984, с. 1199).

«Сигнал – объект информационной природы, инициирующий определенную поведенческую реакцию организма» (Пучковский, Буйновская, 2013, с. 168).

Ситуативная единица поведения – семантически определенный отрезок поведенческой активности, детерминированный актуальной мотивацией особи и случайной совокупностью внешних по отношению к животному характеристик среды обитания. Поверхностный смысл ситуации выражается во взаимодействии особи со знаковым объектом внешней среды. Глубинный смысл ситуации заключается в потенциальной возможности особи к достижению полезного (адаптивного) результата поведения.

Ситуативный комменсал – вид животных, который иногда извлекает пользу от взаимоотношений с конкурирующим видом, без нанесения ему вреда (Нинбург, 2005; Владимирова, 2012а). Например, польза может заключаться в последствиях подражательного поведения, проявленного ситуативным комменсалом на следы успешной жизнедеятельности вида-конкурента. Так, в антропогенной среде обитания лесная куница выступает ситуативным комменсалом обыкновенной лисицы (при умеренной численности популяции лисиц), и наоборот.

Суточная активность особи – поведение особи, рассмотренное за суточный период, и, как правило, распределенное во времени по функциональным формам активности, последовательно сменяющим одна другую.

Теория информационно-знакового поля – экологическая теория, которая описывает рецепцию и использование информации в экосистемах, в результате адаптивной активности животных в естественной среде обитания, зачастую – без непосредственных контактов между особями. По мере реализации поведенческой активности, включающей поиск, генерацию, получение и сохранение информации, отдельные особи объединяются в группы с согласованным поведением. В основе теории информационно-знакового поля лежит дискретизация среды обитания животных на основе биологической мотивации особи и элементарных двигательных реакций, продуцируемых животным при восприятии внешней информации. В ходе активности животного – реципиента информации в «собственном» или групповом информационно-знаковом поле сведения о состоянии среды обитания «считываются» и, одновременно, создаются, – для тех особей, которые будут использовать ресурсы этой территории позднее.

Удельная анизотропность информационно-знакового поля – число объектов и событий внешней среды, на которые реагирует исследуемая особь при локомоции на расстояние в одну эквивалентную дистанцию, то есть по ходу продуцирования 100 элементарных двигательных реакций.

Удельная величина информационно-знакового поля – число функциональных классов объектов и событий естественной среды обитания, на которые реагирует исследуемая особь, перемещаясь на расстояние в одну эквивалентную дистанцию (то есть, иными словами, генерируя 100 элементарных двигательных реакций).

Умвельт – множество объектов среды обитания, характерное для вида или особи (Uexkull, 2001).

Унитарная реакция – поведенческая реакция особи небольшой временной протяженности, состоящая из нескольких элементарных реакций (иногда из одной) и выполняющая какую-либо определенную приспособительную функцию – такую, к примеру, как перемещение в пространстве, поиск грызунов, ориентировка, маркировка, избегание опасности и др. Приведены примеры унитарных реакций лесной куницы.

Унитарную реакцию можно определить как «целостный акт поведения, формирующийся в результате интеграции условных и безусловных рефлексов, соотношение которых не строго фиксировано. Этот акт поведения направлен на выполнение одиночного приспособительного действия, которое при различных способах своего осуществления имеет определенный шаблон конечного исполнения» (Крушинский, 1960, с. 12 – 13).

Унификация – «(лат. unio – единый, fokere – делать) – приведение к единообразию, приведение чего-либо к единой форме» (Кондаков, 1975, с. 627). Унификация метода зимних троплений заключается в проведении троплений по образцу (по направлению передвижения животных, с учетом петель и сдвоек следов), с обязательным фиксированием показателей экологии и поведения животных (из заранее определенного множества), а также признаков окружающей среды.

Установка – предрасположенность, готовность особи к восприятию определенных объектов и проявлению в их отношении действий, соответствующих целенаправленному характеру жизнедеятельности (Узнадзе, 2004). Это «внутреннее состояние», которое «может в значительной мере определять, регулировать» поведение млекопитающих (человека и животных), «сформированное в высших отделах головного мозга» «в результате взаимодействия субъекта с ситуацией удовлетворения его потребности»; «создает «предвзятость» к восприятию конкретных стимулов, влияя при этом на оценку их значимости и организацию целостного поведенческого акта, готовность к конкретному поведению» (Костандов, 2004; с. 131).

Фазовая структурированность поведения – тенденция к повторам однотипного поведения или к генерации новых форм (Мозговой, Владимирова, 2002, с. 214).

Формализм – некоторое исчисление, позволяющее заменять операции с объектами операциями со знаками, им соответствующими (Черч, 1960).

Функциональная принадлежность поведения – характеристика процесса поведения, позволяющая отнести его к той или иной функциональной форме поведенческой активности. Иногда по следам животных можно наблюдать постепенный переход поведения от одной функциональной формы поведенческой активности к другой.

Функциональная форма поведенческой активности (или «форма активности») – это функциональная разновидность жизнедеятельности особи, занимающая определенный период суточной активности и отражающая ее адаптивное значение.

Так, в поведении лесной куницы отмечены следующие формы активности: 1) кормопоисковая активность; 2) переход на другой кормовой участок; 3) обход индивидуального участка; 4) переход в логово на дневку и дневка в логове (отдых, завершающий суточную активность); 5) выход с дневки; 6) переход самцов к местам обитания самок в период гона или ложного гона (или, в этот же период, перемещения самок в поисках самцов, удаленные от кормовых участков); 7) переход к другим местам обитания особей данной субпопуляции (Vladimirova, 2011; Владимирова, Морозов, 2014).

Целенаправленное поведение – «форма поведения, ведущая к достижению организмом приспособительного результата» <…> «Системные кванты целенаправленного поведения включают формирование соответствующей внутренней потребности, возникновение на ее основе доминирующей мотивации, целенаправленную деятельность по удовлетворению данной потребности, этапные и конечные результаты деятельности и их постоянную оценку организмом за счет обратной афферентации» (Целенаправленное поведение. Большая Энциклопедия Нефти и Газа. 2014).

Ценность одного (отдельного) объекта информационно-знакового поля – число элементарных двигательных реакций, произведенных особью в ходе восприятия данного знакового объекта.

Эквивалентная дистанция – расстояние в метрах (в среднем), при прохождении которого изучаемая особь совершает 100 элементарных двигательных реакций.

Экстенсивность поведения – многообразие поведенческих актов, проявляемое животным в процессе суточной активности, а также репертуар реакций при восприятии аналогичных сигналов (Мозговой, Владимирова, 2002, с. 209, 214).

Элементарная двигательная реакция (или «элементарная реакция») – поведенческая активность небольшой временной протяженности, которая может быть распознана по следам. Она представляет собой однородное, однотипное движение, имеющее характерные черты, позволяющие ограничить данную элементарную реакцию от предыдущей и последующей. В цепочке

следов, оставленных особью на грунте, одна элементарная реакция представлена отпечатком одной какой-либо позы особи, статической или динамической (но, как правило, не отпечатком одной лапки).

Элементарная реакция стереотипна для данного вида животных, выражается специфическим «рисунком» следовой дорожки и является составным элементом унитарной реакции, выполняющей определенную приспособительную функцию. Элементарная реакция соответствует единице показателя «напряженность информационно-знакового поля» (Мозговой, 1980, 2005а). Элементарная реакция относится к процессу поведенческой активности особи, рассмотренному в целом, как элемент к системе. Элементарные реакции, обеспечивающие локомоцию, кормовой поиск и ориентировку, составляют основную долю поведенческой активности особи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абрамов А.В., Хляп Л.А. Отряд Carnivora // И.Я. Павлинов, А.А. Лисовский. Млекопитающие России: Систематико-географический справочник / Под ред. А.А. Лисовского. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2012. С. 313 – 382.
2. Абрамова С.В. Комплекс антропогенных факторов на территории национального парка «Угра». Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Москва, 2005. 25 с.
3. Автономова Н.С. Мишель Фуко и его книга «слова и вещи» // Фуко М. Слова и вещи. Археология гуманитарных наук. СПб.: A-cad. 1994. С. 7 – 27.
4. Агафонов В.А., Корытин С.А., Соломин И.Н. Зимний маршрутный учет охотничьих животных на замкнутом маршруте // Рационализация методов изучения охотничьих животных. Киров: Изд. ВНИИОЗ им. Б.М.Житкова, 1988. С. 17 – 25.
5. Адаптация животных к зимним условиям / Под ред. В.Е. Соколова. М.: Наука, 1980. 161 с.
6. Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 1989. 607 с.
7. Александров Ю.И., Анохин К.В., Безденежных Б.Н., Данилина Н.И., Гринченко Ю.В. Психофизиология / Под ред. Ю.И. Александрова. СПб.: Питер, 2007. 464 с.
8. Алехин Е.И. Теория риска и моделирование рисковых ситуаций. Орел: Издательство Орловского госуниверситета. 2006. 90 с.
9. Альбов С.А., Князьков Н.В. Рысь (*Linx linx* L.) в Приокско-Террасном заповеднике // Териофауна России и сопредельных территорий. 9-й съезд териол. о-ва при РАН. Тр. Междунар. совещ. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2011. С. 18.
10. Альтшуль М.П. Влияние деятельности лисицы и американской норки на популяцию ондатры // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 171 – 172.
11. Амосов Н.М. Моделирование мышления и психики. Киев: Наукова думка, 1965. 302 с.
12. Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 143 с.
13. Андреева Т.А., Окулова Н.М. Экологические предпочтения лесных полевок // Экология. 2009. № 2. С. 149–154.
14. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Наука, 1968. 560 с.

15. Анохин П.К. Методологическое значение кибернетических закономерностей // Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука, 1978а. С. 262 – 292.
16. Анохин П.К. Философские аспекты теории функциональной системы // Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука, 1978б. С. 27 – 49.
17. Анохин П.К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем // Избранные труды. Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука, 1978в. С. 49 – 106.
18. Анохин П.К. Кибернетика функциональных систем: избранные труды // Под ред. К.В. Судакова. Сост. В.А. Макаров. М.: Медицина, 1996. 400 с.
19. Анохин К.В., Судаков К.В. Системная организация поведения: новизна как ведущий фактор экспрессии ранних генов в мозге при обучении // Усп. физиол. наук. 1993. Т. 24. № 3. С. 53 – 69.
20. Антонов А.Л. К познанию биологического сигнального поля уссурийского кабана // Мат. 7-го съезда териол. о-ва. М. 2003. С. 11 – 20.
21. Антономов М.Ю. Экспериментальное исследование реакции экстраполяции // Кибернетика и вычислительная техника. Киев: Наукова думка, 1973. С. 25 – 30.
22. Антономов Ю.Г. Моделирование биологических систем. Справочник. Киев: Наукова думка, 1977. 260 с.
23. Анцыферова Л.И. Материалистические идеи в зарубежной психологии. М.: Наука, 1974. 360 с.
24. Аракелов Г.Г. Нейронные механизмы движения. М.: Наука, 1984. 150 с.
25. Аристов А.А., Барышников Г.Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластоногие. СПб., 2001. 560 с.
26. Артемова Е.Н., Владимирова Э.Д. Мониторинг популяции полудиких собак в г. Самаре // Экология – 2007. Материалы докл. Междунар. молодеж. конф. (18 – 21 июня 2007 г.) Архангельск: Изд-во ИЭПС УР РАН, 2007. С. 283 – 285.
27. Асратян Э.А. Избранные работы. Рефлекторная теория высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1983. 328 с.
28. Ассмус Е.Ф., Флорентин Д.Д. Алгебраическая теория автоматов и синтез логических схем // Алгебраическая теория автоматов, языков и полугрупп / Под ред. М.А. Арбиба. М.: Статистика, 1975. С. 25 – 46.
29. Асписов Д.И. Лесная куница. Волжско-Камский край // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Отв. ред. А.А. Насимович. М.: Наука, 1973. С. 161 – 172.
30. Асписов Д.И., Граков Н.Н., Морозов В.Ф. Куница и ее промысел. М.: Экономика, 1967. 87 с.
31. Ашмарин И.Л. Механизмы памяти. Л.: Наука, 1987. 465 с.

32. Бабайцев А.Ю. Смысл и значение // Новейший философский словарь. Сост. А.А. Грицанов. Минск: Изд-во В.М. Скакун, 1998. С. 629 – 630.

33. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. М.: Наука, 1985. 182 с.

34. Байбиков Е.В., Заболотских Ю.С., Корытин С.А. Методика записи и обработки на ЭВМ круглосуточных этологических наблюдений // Поведение охотничьих животных. Сб. статей / Под ред. С.А. Корытина. Киров: Волго-Вятское издательство, 1981. С. 19 – 24.

35. Байдерин В.В. Наблюдения за влиянием зимней рекреации на животных пригородного леса // Поведение охотничьих животных. Сб. статей / Под ред. С.А. Корытина. Киров: Волго-Вятское издательство, 1981. С. 25 – 34.

36. Байдерин В.В. Поведение лисицы в условиях зимней рекреации // Прикладная этология. Материалы Ш Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 97 – 99.

37. Бакеев Н.Н. К поеданию лисицами растительной пищи // Тр. Уральск. отд. МОИП. Свердловск, 1959. Вып. 2. С. 89 – 93.

38. Бакеев Н.Н. Различия в отношении к хозяйственной деятельности человека у соболя, каменной и лесной куниц // Синантропизация и доместикация животного населения. М.: Наука, 1969. С. 27 – 29.

39. Бакеев Н.Н. Эколого-географическая характеристика куниц рода Martes и продуктивность их популяций // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Ред. А.А. Насимович. М.: Наука, 1973. – С. 5 – 13.

40. Бакеев Н.Н. Социальное поведение и пространственная структура у некоторых видов охотничьих животных // Прикладная этология. Материалы Ш Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983а. С. 193 – 195.

41. Бакеев Н.Н. Особенности поведения некоторых видов хищных млекопитающих в период их сезонных миграций // Механизмы поведения. Мат. конф. М.: Наука, 1983б. С. 218 – 219.

42. Бакеев Н.Н. Наблюдение за численностью охотничьих животных на Бешпагирском опорном пункте // Вопр. прикл. экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 1997. С. 63 – 65.

43. Бакеев Ю.Н. Двухлетняя периодичность колебаний численности лисицы на Северном Кавказе // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 172 – 174.

44. Банников И.А. Структура и функции лесостепного покрова как показатель устойчивости природных экосистем // Методологические вопросы оценки состояния природной среды. Тез. докл. Межд. совещ. Пущино, 1990. С. 65 – 67.

45. Барабаш-Никифоров И.И. Обзор стационарного распределения животных Кададинского опытного лесничества Пензенской области // Бюл. Воронежского о-ва естествоиспытателей. Воронеж, 1939. № 3. С. 20 – 29.
46. Барабаш-Никифоров И.И. Новые данные об интенсивном расселении некоторых видов зверей на протяжении последнего десятилетия // Зоол. журн. 1956. Том 35, № 2. С. 304 – 310.
47. Барабаш-Никифоров И.И., Формозов А.Н. Териология. М.: Высшая школа, 1963. 396 с.
48. Барцев С.И. Отношение подобия и редукция сложности моделей экосистем // Математическое моделирование в экологии. Материалы Национ. конф. «ЭкоМатМод – 2009». Пущино, 2009. С. 25 – 26.
49. Баскин Л.М. Поведение копытных животных. М.: Наука, 1976. 296 с.
50. Баскин Л.М. Сложные формы поведения копытных животных // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 63 – 64.
51. Баскин Л.М., Новоселова Н.С. Опасность нападения от хищников как один из факторов, влияющих на протяженность пищевых маршрутов бобров (*CASTOR FIBER*) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 3. С. 223 – 230.
52. Басова В.Б. Зависимость численности мелких млекопитающих от погодных аномалий // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии наземных позвоночных. Материалы Междунар. науч. конф., посв. 135-летию ТГУ, 14 – 18 окт. 2013 г. Томск. 2013. С. 13.
53. Батлуцкая И.В., Хорольская Е.Н. Прикладной аспект биоиндикации // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы разнообразия. Мат. научн. конф. Нижний Тагил, 2010. С. 61 – 69.
54. Батуев А.С. Высшая нервная деятельность. М.: Высшая школа, 1991. 256 с.
55. Бахтин М.М. Работы 20-х годов. Киев: Next, 1994. 384 с.
56. Башенина Н.В. Пути адаптаций мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 354 с.
57. Башкин В.Н. Изменение климата и прогноз потребления природного газа // Математическое моделирование в экологии «ЭкоМатМод–2013». Материалы 3-й научн. конф. с междун. участ. Пущино, 2013. С. 11 – 14.
58. Беглецов О.А. Горностай плато Путорана: динамика численности, особенности биологии и экологии: автореф. дис. … канд. биол. наук. Норильск, 2001. 25 с.
59. Безель В.С., Кряжимский Ф.В., Семериков Л.Ф., Смирнов Н.Г. Экологическое нормирование антропогенных нагрузок. II. Методология // Экология, 1993, № 1. С. 36 – 47.
60. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 1970. 327 с.

61. Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, № 2. С. 41 – 50.
62. Беклемишев К.В. Регуляция на биоценотическом уровне организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. 74, № 3. С. 144 – 157.
63. Беллман Р. Процессы управления с адаптацией. М.: Наука, 1964. 359 с.
64. Белотелов Н.В. Математический формализм и вопросы измерений // Математическое моделирование в экологии. Материалы Национ. конф. «ЭкоМатМод – 2009». Пущино, 2009. С. 36.
65. Беляев Д.К., Трут Л.Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. Коррелятивные изменения при селекции на приручаемость // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т. 69, № 4. С. 5 – 19.
66. Беляев М. Следы животных на снегу // Листки биостанции юных натуралистов им. К.А. Тимирязева. М., 1925. № 2.
67. Белянин В.Н. Млекопитающие Жигулевского заповедника // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. М.: Наука, 1981. С. 89 – 103.
68. Беляченко А.В. Пространственное распределение аномалий плотностей видов птиц и млекопитающих в бассейнах рек южной части Приволжской возвышенности // Поволж. экол. журн. 2008. № 3. С. 167 – 171.
69. Беляченко А.В. Картографическое моделирование распределения плотности видов млекопитающих в ландшафтах южной части Приволжской возвышенности // Териофауна России и сопредельных территорий. 9-й съезд териол. о-ва при РАН. Тр. Межд. конф. М: Изд-во ТНИ КМК, 2011. С. 49.
70. Бенвенист Э. Общая лингвистика / Под ред. Ю.С. Степанова. М.: Кн. дом «Либроком», 2009. 448 с.
71. Беньковский Л.М. О поведении итаси // Экология. 1974. № 2. С. 92 – 93.
72. Берг А.И., Черняк Ю.И. Информация и управление. М.: Мысль. 1966. 64 с.
73. Берг Л.С. Труды по теории эволюции 1922 – 1930 гг. Л.: Наука, 1977. 387 с.
74. Бердюгин К.И. К проблеме влияния антропогенных факторов на млекопитающих Приполярного Урала // Экология. 2000. № 5. С. 393 – 396.
75. Березина Е.С. Численность собак и кошек в городах России // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии наземных позвоночных. Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию ТГУ (14 – 18 окт. 2013 г.) Томск, 2013. С. 218.
76. Березкина М.Г. Мониторинг состояния городской среды при помощи сосны обыкновенной как основного биоиндикатора // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Вып. 12. Сб. науч. тр. М.: ИПЦ «Луч», 2010. С. 212 – 217.
77. Берри Р. Дж. Изменчивость у млекопитающих: основные концепции и проблемы // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 5 – 25.

78. Бериташвили И.С. Память позвоночных животных, ее характеристика и происхождение. М.: Наука, 1974. 212 с.

79. Беритов (Бериташвили) И.С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 46.

80. Берков В.Ф. Понятие // Новейший философский словарь / Под ред. А.А. Грицанова. Минск: Изд. В.М. Скакун, 1998. С. 533.

81. Беркович С.Я. Клеточные автоматы как модель реальности: поиски новых представлений физических и информационных процессов. М.: Изд-во МГУ, 1993. 110 с.

82. Бернар К. Курс общей физиологии. Жизненные явления, общие животным и растениям / Пер. с фр. М. Антоновича. СПб., 1878.

83. Бернштейн Н.А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М.: Медицина, 1966. 349 с.

84. Бернштейн Н.А. Две функции рецепции // Хрестоматия по психологии. Психология ощущения и восприятия / Под ред. Ю.Б. Гиппенрейтер, В.В. Любимова, М.Б. Михалевской. М.: Изд-во МГУ, 1999. С. 147 – 162.

85. Берталанфи Л. Общая теория систем: обзор проблем и результатов // Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука, 1969. С. 30 – 54.

86. Бертон Р. Чувства животных / Под ред. К.В. Судакова. М.: Мир, 1972. 198 с.

87. Бесекерский В.А., Попов Е.П. Теория систем автоматического управления. СПб: Профессия, 2004. 752 с.

88. Бехтерев В.М. Общие основы рефлексологии человека. Л.: Изд-во АКВ. 1926. 216 с.

89. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. В 2 т. Т. 1. 667 с. Т. 2. 477 с.

90. Биологические ритмы. В 2 т. Т. 1 / Под ред. Ю. Ашоффа. М.: Мир, 1984. 414 с.

91. Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1983. 232 с.

92. Богданов А.А. Всеобщая организационная наука (тектология). Л. – М.: Книга. В 3 ч. Ч. I. 1925. 300 с. Ч. II. 1927. 269 с. Ч. III. 1929. 280 с.

93. Богданов А.В., Васин А.А. Модели адаптивно-подражательного поведения. Связь с равновесиями Нэша и решениями по доминированию. Устойчивость смешанных равновесий // Изв. Росс. акад. наук. Сер. Теория и системы управления. 2002. № 1. С. 101 – 111. № 2. С. 97 – 103.

94. Богданов Н.М. Птицы и звери Черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги. Казань. 1871. 226 с.

95. Большаков В.Н. Пути приспособления мелких млекопитаюищх к горным условиям / Под ред. С.С. Шварца. М.: Наука, 1972. 200 с.

96. Большаков В.Н. Экологическое прогнозирование. М.: Знание, 1983. 64 с.

97. Большаков В.Н., Корытин Н.С. Антропогенная трансформация экосистем и проблемы охотничьего хозяйства // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ им. проф. Б.М. Житкова. Киров. 2012. С. 6 – 7.
98. Большаков В.Н., Кубанцев Б.С. Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика. М.: Наука, 1984. 233 с.
99. Большаков В.Н., Пястолова О.А., Вершинин В.Л. Специфика формирования видовых сообществ животных в техногенных и урбанизированных ландшафтах // Экология. 2001. № 5. С. 343 – 355.
100. Бонгард М.М., Лосев И.С., Смирнов М.С. Проект модели организации поведения – «животное» // Моделирование обучения и поведения. М.: Наука, 1975. С. 152 – 171.
101. Боровиков В. STATISTICA. Искусство анализа данных на компьютере. СПб.: Питер, 2003. 688 с.
102. Бородин П.Л. Поведение лисицы в зимний период года в Мордовском заповеднике // Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 32 – 33.
103. Бородин П.Л. Вариации величин пересчётных коэффициентов для лисицы при зимнем учёте её по следам // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 176.
104. Бородин П.Л. Распределение и учет барсука, лисицы и енотовидной собаки в Мордовском заповеднике // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. М.: Наука, 1981. С. 58 – 68.
105. Брагин А.П. Территориальное поведение и возможные механизмы регуляции плотности популяции у амурского тигра *(Pantera tigris altaica)* // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 2. С. 272 – 285.
106. Брайнес С.Н., Напалков А.В., Свечинский В.Б. Нейрокибернетика. М.: Изд-во мед. лит-ры. 1962. 170 с.
107. Брайсон А., Хо Ю-Ши. Прикладная теория оптимального управления. Оптимизация. Оценка и управление / Под ред. А.М. Летова. М.: Мир, 1972. 544 с.
108. Братко А.А., Вельков В.В. Алгоритмы управляющих систем как показатели биологических уровней // Кибернетика и вычислительная техника. Вып. 21. Киев: Наукова думка. 1973. С. 42 – 47.
109. Братко А.А., Кочергин А.Н. Информация и психика. Новосибирск: Наука, 1977. 198 с.
110. Бриллюэн Л. Научная неопределенность и информация. – М.: Комкнига, 2006. – 272 с.

111. Брунер Дж. О перцептивной готовности // Хрестоматия по психологии. Психология ощущения и восприятия / Под ред. Ю.Б. Гиппенрейтер, В.В. Любимова, М.Б. Михалевской. М.: Изд-во МГУ, 1999. С. 164 – 181.

112. Будко А.А., Назарцева Б.И. Неизвестное письмо И.П. Павлова к Л.А. Орбели // Рос. Физиол. журн. им. И.М. Сеченова. 2012. Т. 98, № 1. – С. 899 – 905.

113. Бугровский В.В., Зеленская Н.Н., Керженцев А.С., Мокроносов А.Т., Стебаев И.В., Хакимов Ф.И. Экосистемная стратегия жизни. Пущино: ОНТИ ПНЦ РАН. 1992. 15 с.

114. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Разделение ниш – условие или следствие сосуществования видов? Оптимизация разнообразия как дополнительный механизм формирования структуры сообществ // Математическое моделирование в экологии. Материалы Национ. конф. «ЭкоМатМод – 2009». Пущино, 2009. С. 45 – 46.

115. Булахов В.Л., Пахомов А.Е., Гассо В.Я., Рева А.А. Биоразнообразие и роль животных в формировании механизмов экологического буфера против техногенного загрязнения экосистем // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Материалы научн. конф. Нижний Тагил, 2010. С. 104 – 111.

116. Бурдонов И.Б., Косачев А.С., Кулямин В.В. Асинхронные автоматы: классификация и тестирование // Тр. Ин-та системного программирования РАН. 2003. №. 4. С. 7 – 84.

117. Бутовская М.Л. Человек и человекообразные обезьяны: языковые способности и возможности диалога // Зоол. журн. 2005. Т. 84, вып. 1. С. 149 – 157.

118. Бухараев Р.Г. Основы теории вероятностных автоматов. М.: Наука, 1985. 287 с.

119. Бюлер К. Теория языка. Репрезентативная функция языка. М.: Прогресс, 2000. С. 34 – 38.

120. Вагнер В.А. Биологические основания сравнительной психологии. СПб.: Изд-во М.О. Вольф. В 2 т. Т. 1. 1910. 436 с. Т. 2. 1913. 428 с.

121. Вайсфельд М.А. Рубки леса и численность лесной куницы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77. Вып. 5. С. 29 – 39.

122. Вайсфельд М.А. Экология горностая в холодный период года на Европейском Севере // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 11. С. 1705 – 1713.

123. Вайсфельд М.А. Красная лисица // Песец, лисица, енотовидная собака. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1985. С. 73 – 115.

124. Ванисова Е.А., Никольский А.А. Биологическое сигнальное поле млекопитающих (к 110-летию со дня рождения профессора Н.П. Наумова) // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 6. С. 403 – 417.

125. Ванисова Е.А., Карнаухов А.С., Поярков А.Д., Рожнов В.В. Маркировочные деревья как аттракторы в биологическом сигнальном поле ирбиса // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2013. С. 57 – 64.
126. Вапник В.Н. Восстановление зависимостей по эмпирическим данным. М.: Наука, 1979. 449 с.
127. Вартанян Н.А. Звук – слух – мозг. Л.: Наука, 1981. – 176 с.
128. Васильев А.Г. Проблема устойчивости форпостных популяций и сообществ: от теории к методам оценки // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Материалы IV Всеросс. науч. конф. (26 – 29 марта 2012 г.) Ч. 1. Нижний Тагил, 2012. С. 76 – 80.
129. Васюков В.М. Ботанико-географическое районирование Пензенской области // Актуальные проблемы геоботаники: материалы III Всерос. школа-конф. Петрозаводск, 2007. Ч. 1. – С. 101–104.
130. Величковский Б.М. Современная когнитивная психология. М.: Изд-во МГУ, 1982. 336 с.
131. Веккер Л.М. Психические процессы. В 3 т. Т. 1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 334 с.
132. Верещагин А.О., Поярков А.Д., Русов П.В., Тупикин А.В., Солонина О.В. и др. Учет численности безнадзорных и бесхозяйных животных (собак) на территории г. Москвы // Проблемы исследований домашней собаки. Материалы совещ. М., 2006. С. 95 – 114 .
133. Вернадский В.И. Ход жизни в биосфере // Природа. 1925. № 10/12. С. 25 – 38.
134. Вернадский В.И. Биосфера. Ч. 1 – 2. Л.: Научхимтехиздат. 1926. 146 с.
135. Вернадский В.И. О размножении организмов и его значении в механизме биосферы. Статьи 1 – 2. // Изв. АН СССР. Сер. 6. 1926. Т. 20. С. 697 – 726.
136. Вернадский В.И. Размышления натуралиста. Пространство и время в неживой и живой природе. Кн. 1. М.: Наука, 1975. 175 с.
137. Ветров А.А. Семиотика и ее основные проблемы. М.: Изд-во полит. литературы, 1968. 265 с.
138. Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Сов. радио, 1968. 320 с.
139. Виноградов А. Н., Жилякова Л. Ю., Осипов Г. С. Динамические интеллектуальные системы. Моделирование целенаправленного поведения // Изв. Росс. акад. наук. Сер. Теория и системы управления. 2003. № 1. С. 87 – 94.
140. Винокуров А.А. Методы мечения животных // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино, 1986. С. 273 – 291.

141. Витгенштейн Л. Избранные работы: Логико-философский трактат. Коричневая книга. Голубая книга / Пер. с нем. и англ., комм. В. Руднева. М.: ИД «Территория будущего», 2005. 437с.
142. Владимирова Э.Д. Экология. Экологический кризис. Этология. Язык животных // Э.Д. Владимирова (сост.) Антропология. Учебно-методическое пособие. Самара: Самарск. ун-т, 1999. С. 43 – 100.
143. Владимирова Э.Д. Описание информационно-коммуникативных процессов в экосистемах с использованием семиотической терминологии // Вестн. Самарск. ун-та. Естественнонауч. сер. Самара: Самарск. ун-т. 2001. № 2 (20). С. 163–177.
144. Владимирова Э.Д. Коммуникативная составляющая сигнальных полей лисицы // Вестн. Самарск. ун-та. Естественнонаучная сер. – Самара: Самарск. ун-т, 2002а. № 4 (26). С. 141–152.
145. Владимирова Э.Д. Семиотический подход к эколого-этологическим исследованиям // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. научн.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров. 2002б. С. 175 – 176.
146. Владимирова Э.Д. Семиотическое моделирование в экологии животных // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Самара, 2002в. № 2. С. 197 – 206.
147. Владимирова Э.Д. Экологические проблемы современной биосемиотики // Природа человека: междисциплинарный синтез. Материалы межвуз. конф. СПб.: Изд-во Ин-та биол. и психол. человека, 2002г. С. 42 – 44.
148. Владимирова Э.Д. Адаптация лисицы обыкновенной *(Vulpes vulpes* L.*)* к обитанию в антропогенных условиях (на примере окрестностей г. Самары). Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Тольятти, 2004а. 23 с.
149. Владимирова Э.Д. Круг проблем экологической семиотики и биосемиотическая традиция // Язык, коммуникация и социальная среда. Межвуз. сб. Вып. 3. Воронеж: Изд-во ВГУ, 2004б. С. 27 – 37.
150. Владимирова Э.Д. Адаптация лисицы обыкновенной *(Vulpes vulpes* L.*)* к обитанию в антропогенных условиях (на примере окрестностей г. Самары). Дисс. на соискание звания канд. биол. наук. Тольятти, 2004в. 202 с.
151. Владимирова Э.Д. (сост.). Экология животных. Метод. рекоменд. для студ. спец. «биология». Самара: Изд-во Самарск. ун-та, 2006а. 34 с.
152. Владимирова Э.Д. (сост.). Теория биологической эволюции. Программированные тесты для студ. спец. «биология» / Под ред. А.С. Северцова. Самара: Изд-во Самарск. ун-та, 2006б. 24 с.
153. Владимирова Э.Д. Антропологические концепции современной науки. Уч. пособие. В 2 ч. Ч. 2. Антропосоциогенез. Самара: Изд-во Самарск. ун-та, 2008. 98 с.

154. Владимирова Э.Д. Исследование информационных процессов в зооценозах с помощью тропления следов (на примере лесной куницы) // Теоретическая и прикладная экология. Киров: Камертон, 2009а. № 4. С. 33 – 38.
155. Владимирова Э.Д. Знаковая деятельность млекопитающих как теоретическая проблема экологии животных // Современный мир, природа и человек. Сб. науч. тр. / Под ред. Н.Н. Ильинских. Томск, 2009б. С. 24 – 26.
156. Владимирова Э.Д. Особенности поведения лесной куницы в зависимости от характеристик внешней информации // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах. «ZOOZENOSIS – 2009» (12 – 16 окт. 2009 г.). Материалы Междун. науч. конф. Днепропетровск: «Лира ЛТД», 2009в. С. 218 – 221.
157. Владимирова Э.Д. Урбанистическое влияние г. Самара на фауну птиц и млекопитающих окрестных дубрав // Экология урбанизированных территорий. 2009г. № 3. С. 37 – 41.
158. Владимирова Э.Д. Феномен ложного гона у лесной куницы (*Martes martes* L.) в пойме р. Волга напротив г. Самара // Экология, эволюция и систематика животных. Материалы Всеросс. науч.-практ. конф. (17 – 19 ноября 2009 г.). Рязань: НП «Голос губернии». 2009д. С. 335 – 336.
159. Владимирова Э.Д. Эколого-этологические механизмы, обеспечивающие биоразнообразие млекопитающих-родентофагов в волжской пойме напротив г. Самара // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Материалы Ш Всеросс. конф. (1 – 5 марта 2010 г.). Нижний Тагил, 2010а. С. 131 – 136.
160. Владимирова Э.Д. Эколого-этологические особенности лесной куницы в различных биотопах Самарской области (по материалам зимних троплений) // Естествознание и гуманизм. Современный мир, природа и человек. Сб. научн. тр. / Под ред. Н.Н. Ильинских. Томск, 2010б. Т. 5, № 1. С. 72 – 75.
161. Владимирова Э.Д. Особенности зимней экологии и поведения лесных куниц разных полов в пригородных биотопах // Там же. 2010в. С. 77 –80.
162. Владимирова Э.Д. Биотопическая и стациальная избирательность лесной куницы (*Martes martes* L.) в Самарской области // Юг России: экология, развитие. Махачкала, 2010г. № 1. С. 99 – 103.
163. Владимирова Э.Д. Этологические идеи Конрада Лоренца и исследование млекопитающих методом троплений // Вестник Росс. ун-та им. И. Канта. Калининград. 2010д. С. 27 – 34.
164. Владимирова Э.Д. Биотопическая избирательность лесной куницы (*Martes martes* L.) в Самарской области // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Москва, 21 – 23 апреля 2010 г. Материалы Всеросс. конф. с междунар. уч. М.: Изд-во РУДН, 2010е. С. 248 – 253.
165. Владимирова Э.Д. Психология животных. Уч. пособие. Самара: Самарский ун-т. 2010ж. 143 с.

166. Владимирова Э.Д. Информация о жизнедеятельности конспецификов как фактор экологической адаптации млекопитающих, на примере лесной куницы (*Martes martes* L.) // Самарская Лука. Проблемы региональной и глобальной экологии. Сб. научн. статей. Т. 19, № 1. Тольятти, 2010з. С. 103 – 109.
167. Владимирова Э.Д. Влияние антропогенной информации на поведение обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) // Вестник РУДН. Москва, 2010и. С. 5 – 11.
168. Владимирова Э.Д. Кластеризация данных по зимней экологии лесной куницы и обыкновенной лисицы с применением искусственных нейронных сетей // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы IV Всеросс. науч. конф. с междун. участ. 22 – 26 сент. 2010 г. Йошкар-Ола, 2010к. С. 273 – 275.
169. Владимирова Э.Д. Структура поведения хищных млекопитающих // Фундаментальные науки и практика. Сб. научных трудов. Т. 1, № 4. Томск, 2010л. С. 173.
170. Владимирова Э.Д. Особенности ложного гона лесной куницы (*Martes martes* L.) в окрестностях г. Самара // Поволж. экол. журн. Саратов, 2011а. С. 14 – 21.
171. Владимирова Э.Д. Эколого-этологические особенности лесной куницы (*Martes martes* L.) в самарских пригородных дубравах // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Матер. междун. науч. конф. Москва, 21 – 22 апреля 2011 г. М.: Изд-во РУДН, 2011б. С. 72 – 80.
172. Владимирова Э.Д. Факторы динамики численности лесной куницы (*Martes martes* L.) в пригородных биотопах Самары // Проблемы и перспективы современной науки. Межвуз. сб. науч. тр. Томск, 2011в. С. 123 – 124.
173. Владимирова Э.Д. Влияние полудиких собак на активность обыкновенной лисицы // Современный мир, природа и человек. Межвуз. сб. науч. тр. Т. 2, № 1. Томск, 2011г. С. 91 – 93.
174. Владимирова Э.Д. Адаптации млекопитающих как объект математического моделирования (по материалам зимних троплений) // Современный мир, природа и человек. Межвуз. сб. научн. тр. Т. 7, № 1. Томск, 2011д. С. 85 – 89.
175. Владимирова Э.Д. Информационные аспекты адаптаций обыкновенной лисицы и енотовидной собаки в антропогенных условиях // Там же. 2011е. С. 89.
176. Владимирова Э.Д. О математическом моделировании коинформационного комплекса популяций млекопитающих // Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики. Материалы междунар. конф., посвящ. 110-летию А.А. Уранова. Т. 1. Кострома, 2011ж. С. 302 – 306.

177. Владимирова Э.Д. Концепция экологического развития Самарской области на период 2012 – 1016 гг. // Морозов В.В., Владимирова Э.Д. Разработка «Концепции экологического развития Самарской области на период до 2016 г.» 2011з. http://lit.lib.ru/w/wladimirowa_e_d/text_0200.shtml
178. Владимирова Э.Д. Модель экологической стратегии млекопитающих-родентофагов (по материалам зимних троплений) // Биодиверситиология: современные проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Сб. научн. тр. Чебоксары. 2012а. С. 34 – 38.
179. Владимирова Э.Д. Эколого-географические факторы выживания лесной куницы (*Martes martes* L.) В Поволжье на границе кружевного ареала // Эколого-географические проблемы регионов России. Материалы III Всеросс. научно-практич. конф. Самара: Изд-во ПГСГА. 2012б. С. 129 – 132.
180. Владимирова Э.Д. Этологическая формализация материалов зимних троплений (на примере лесной куницы) // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ. Киров. 2012в. С. 426 – 427.
181. Владимирова Э.Д. Функциональные формы поведения лесной куницы (*Martes martes* L.) // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Материалы IV Всеросс. конф. 26 – 29 марта 2012 г. Ч. 1. Нижний Тагил, 2012г. С. 94 – 96.
182. Владимирова Э.Д. Факторы, определяющие локализацию следов лесной куницы (*Martes martes* L.) в Поволжье на границе кружевного ареала // Там же. 2012д. С. 97 – 99.
183. Владимирова Э.Д. Траектория следов жизнедеятельности как объект моделирования поведения животных методом троплений // Там же. 2012е. С. 100 – 102.
184. Владимирова Э.Д. Экологические отношения горностая (*Mustela erminea*) в Рождественской пойме р. Волги // Актуальные проблемы экологии и природопользования. Матер. междунар. конф. Вып. 14. Ч. 1. М.: Изд-во РУДН. 2012ж.
185. Владимирова Э.Д. Новые сведения по зимней экологии лесной куницы в Рождественской пойме р. Волги // Актуальные проблемы современной териологии. Матер. Всеросс. конф. 18 – 20 сент. 2012 г. Новосибирск, 2012з. С. 91.
186. Владимирова Э.Д. Поведенческие аспекты формирования экологической пластичности хищных млекопитающих // Там же. 2012и. С. 145.
187. Владимирова Э.Д. Статистические показатели поведения лесной куницы // Поведение животных. V Всероссийская конференция по поведению животных. Сборник тезисов. М.: Изд-во КМК. 2012к. С. 33.

188. Владимирова Э.Д. Стереотип поведения лесной куницы (*Martes martes*): методика получения унифицированных данных // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2012л. Июль. С. 31 – 35.

189. Владимирова Э.Д. Особенности использования местообитаний млекопитающими-родентофагами в Рождественской пойме р. Волга // Вестник Удмуртского ун-та. 2012м. Вып. 4. С. 52 – 63.

190. Владимирова Э.Д. Модель информационного взаимодействия млекопитающих со средой обитания на примере лесной куницы *Martes martes* (по материалам зимних троплений) // Актуальные проблемы гуманитарных и естественных наук. 2013а. Январь. С. 17 – 22.

191. Владимирова Э.Д. Стратегии выживания лесной куницы в антропогенной среде обитания // Математическое моделирование в экологии «ЭкоМатМод–2013». Материалы 3-й научн. конф. с междун. участ. Пущино, 2013б. С. 52 – 53.

192. Владимирова Э.Д. Установка как способ управления адаптивными стратегиями выживания некоторых видов хищных млекопитающих // Там же. 2013в. С. 54 – 55.

193. Владимирова Э.Д. Продуктивность и безопасность кормового поиска лесной куницы *Martes martes* // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии наземных позвоночных. Материалы Междунар. науч. конф, посвящ. 135-летию ТГУ, 14 – 18 окт. 2013 г. Томск. 2013г. С. 27.

194. Владимирова Э.Д. Кормопоисковая активность лесной куницы *Martes martes* в пойменных биотопах Среднего Поволжья и севера Нижнего Поволжья // Проблемы регион. экологии. 2013д. № 5. С. 116 – 120.

195. Владимирова Э.Д. Роль лесной растительности в экологии лесной куницы *Martes martes* // Вестник Удмуртского ун-та. 2013е. Вып. 4. С. 78 – 89.

196. Владимирова Э.Д. Экологические связи горностая (*Mustela erminea*) в Рождественской пойме р. Волги // Поволж. экол. журн. 2013ж. № 3. С. 249 – 260.

197. Владимирова Э.Д. Реакции лесной куницы *Martes martes* на сигналы биологического поля при различных функциональных формах активности // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2013з. С. 65 – 75.

198. Владимирова Э.Д. Формализация материалов зимних троплений (на примере лесной куницы) // Поведение и поведенческая экология млекопитающих. Материалы конф. М.: Изд-во НЦ РАН, 2014а. С. 25.

199. Владимирова Э.Д., Мозговая О.А. Семиотическая метафора в экологии: новые перспективы научной рефлексии // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002. С. 177–178.

200. Владимирова Э.Д., Мозговая О.А. Лесная куница (*Martes martes* L.) в системе природоохранных мероприятий Самарской области // Фундаментальные науки и практика. Сб. научн. тр. Томск, 2010. Т. 1, № 4. С. 173 – 175.
201. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Элементы психологии в экологическом образовании и воспитании // Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. Тезисы докл. III респ. научн. конф. / Под ред. М.Х. Хасанова, М.М. Гимадеева и др. Казань: Изд-во АН Татарстана. 1997. С. 306.
202. Владимирова Э.Д, Мозговой Д.П. Коммуникации млекопитающих: эколого-семиотический подход // Природа человека: междисциплинарный синтез. Материалы межвуз. конф. СПб.: Изд-во Ин-та биол. и психол. человека, 2002а. С. 45 – 47.
203. Владимирова Э.Д, Мозговой Д.П. Оценка межпопуляционных взаимодействий мелких хищных млекопитающих семиотическим методом // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы конф. Киров: ВНИИОЗ, 2002б. С. 178 – 180.
204. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Зоопсихология. Учебно-методическое пособие для студ. спец. «биология». Самара: Универс-групп, 2004. 44 с.
205. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Влияние антропогенных факторов на экологию лисицы обыкновенной в окрестностях г. Самары // Вестн. Самарск. ун-та. Естественнонауч. сер. Самара, 2005. № 5 (39). С. 169 – 178.
206. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Влияние следов жизнедеятельности лисицы обыкновенной на зимнюю экологию некоторых куньих // Вестн. Самарск. ун-та. Естественнонауч. выпуск. Самара, 2006а. № 6 (46). С. 220 – 234.
207. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Проблемы моделирования поведения млекопитающих в знаковом поле (на примере лисицы и куньих) // Вестн. Самарск. ун-та. Сер. «Биология». Самара, 2006б. № 7 (47). С. 19 – 29.
208. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Ориентировочное поведение лисицы обыкновенной и куницы лесной в окрестностях г. Самары // Вестник СамГУ. Сер. «Биология». Самара, 2007а. № 8 (58). С. 304 – 321.
209. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Лесная куница в условиях прогрессирующей деградации природной среды (на примере окрестностей г. Самары) // Вестник СамГУ. Сер. «Биология». Самара, 2007б. № 8 (58). С. 322 – 329.
210. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Санитарно-эпидемиологические последствия экологической регрессии пригородных биотопов г. Самары // Экология и здоровье. Проблемы и перспективы социально-экологической реабилитации территорий, профилактики заболеваемости и устойчивости развития. Материалы II Всеросс. науч.-практ. конф. Вологда, 2007в. С. 39 – 41.

211. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Особенности экологии и поведения лесной куницы в волжской пойме напротив г. Самара // Инновационные подходы к естественнонаучным исследованиям и образованию. Материалы Всеросс. науч.-практ. конф. Казань, Изд-во ТГГПУ, 2009а. С. 101 – 106.
212. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Куница лесная в волжской пойме напротив г. Самара // Юг России: экология, развитие. 2009б, № 2. С. 71 – 75.
213. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Индивидуальные особенности активности лесной куницы (*Martes martes* L.) // Современный мир, природа и человек. Сб. науч. трудов / Под ред. Н.Н. Ильинских. Томск, 2009в. С. 26 – 27.
214. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Индивидуально-типологические особенности лесных куниц в зависимости от интенсивности антропогенной трансформации угодий (на примере Самарской области) // Первые Междунар. Беккеровские чтения (27 – 29 мая 2010 г.). Сб. науч. трудов по мат. конф. Ч. 1 / Под ред. В.А. Сагалаева. Волгоград, 2010а. С. 24 – 28.
215. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Зимняя экология лесной куницы (*Martes martes* L.) в волжской пойме напротив г. Самара // Экология. 2010б. № 4. С. 298 – 304.
216. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Динамика стациального распределения следов лесной куницы (*Martes martes* L.) под влиянием антропогенной трансформации самарских окрестностей // Самарская Лука. Сб. научн. статей. Т. 19. № 2. Тольятти, 2010в. С. 92 – 98.
217. Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Тропления следов как метод изучения информационно-знакового поля млекопитающих. Уч. пособие для студ. биол. спец. высш. учебн. заведений. Самара, 2010г. 243 с. (Электронное издание информац. системы Самарского ун-та).
218. Владимирова Э.Д., Морозов В.В. Формальное описание поведения млекопитающих по материалам зимних троплений на примере лесной куницы (*Martes martes*) // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 3. С. 182 – 203.
219. Владимирова Э.Д., Савинов Е.А. Адаптирующаяся особь как преобразователь внешней информации: особенности системы восприятия (по материалам троплений лесной куницы) // Научное обозрение. 2013. № 7. С. 8 – 21.
220. Владимирова Э.Д., Ситникова А.Ю. Стратегии кормового поиска лесной куницы *Martes martes* (модель) // Вестник ФБУ им. И. Канта. Сер. «Естественные науки». 2014. Вып. 7. С. 43 – 49.
221. Владимирова Э.Д., Шуйская Т.В. Роль внешней информации в формировании экологической пластичности лисицы обыкновенной в биотопах Самарской области // Инновационные подходы к естественнонаучным исследованиям и образованию. Материалы Всеросс. науч.-практ. конф. Казань: Изд-во ТГГПУ, 2009. С. 106 – 110.

222. Владимирский Б.М. Собственное время и информационные процессы в нервной системе http://kitkitch.narod.ru/books/information/information.html 2000.
223. Владышевский Д. В. Экология лесных птиц и зверей. Кормодобывание и его биоценотическое значение. Новосибирск: Наука, 1980. С. 82.
224. Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. Тезисы докладов. М.: Наука, 1987. Ч. 1. 316 с. Ч. 2. 297 с.
225. Волга и ее жизнь // Под ред. Буторина Н.В., Мордухай-Болотовского Р.Д. Л.: Наука, 1978. 348 с.
226. Волго-Уральская экологическая сеть – 98. Сборник статей / Под ред. Г.С. Розенберга, А.С. Паженкова. Тольятти: Центр содействия Волго-Уральской экологической сети. 1999. 288 с.
227. Волков В.А. Зависимость достоверности учета численности лесной куницы по следам от ее активности // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 308 – 310.
228. Волкова В.Н., Денисов А.А. Основы теории систем и системного анализа. СПб: Изд-во СПбГТУ. 2001. 512 с.
229. Володин И.А., Володина Е.В., Исаева И.В. Вокальный репертуар красного волка, *Cuon alpinus* (Carnivora, Canidae) в неволе // Зоол. журн. 2001. Т. 80. № 10. С. 1252 – 1267.
230. Вольперт Я.Л., Величенко В.В. Влияние антропогенного воздействия на охотничье-промысловые виды // Материалы 8-го съезда териолог. о-ва (6 – 7 февраля 2003 г.). М.: Изд-во РАН, 2003. С. 81 – 90.
231. Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. 160 с.
232. Воронин А.А. К экологии лесной куницы на юге Нечерноземья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 310 – 311.
233. Воронин А.А. Поведение лесной куницы на юге Нечерноземья // V съезд Всесоюзного териол. о-ва АН СССР (29 января – 2 февраля 1990 г.). Тезисы докл. М.: Изд-во АН СССР, 1990. С. 80 – 81.
234. Воронцов К.В., Инякин А.С., Лисица А.В. Система эмпирического измерения качества алгоритмов классификации // Материалы Всеросс. конф. «Математические методы распознавания образов». М.: Макс-Пресс, 2007. С. 577 – 580.
235. Вуколов Э.А. Основы статистического анализа. Практикум по статистическим методам и исследованию операций с использованием пакетов STATISTICA и EXEL. М.: ФОРУМ, 2008. 464 с.
236. Выготский Л.С. Проблемы развития психики // Собр. соч. в 6 т. / Под ред. А. М. Матюшкина. М.: Педагогика, 1983. 368 с.

237. Выготский Л.С. Мышление и речь. М., 1934. Репринт: Выготский Л.С. Мышление и речь. М.: Лабиринт, 1999. 352 с.
238. Гаазе-Рапопорт М.Г. Автоматы и живые организмы. М.: ГИФМЛБ 1961. 224 с.
239. Гаазе-Рапопорт М.Г., Поспелов Д.А. Некоторые аналогии между структурами поведения биологических и технических систем // Биологическая кибернетика. Сб. статей. Киев, 1970. С. 24 – 30.
240. Гаазе-Рапопорт М.Г., Поспелов Д.А. От амёбы до робота: Модели поведения. М.: Едиториал УРСС, 2004. 296 с.
241. Гадамер Х.-Г. Истина и метод: основы философской герменевтики / Общ. ред. и вступ. ст. Б. Н. Бессонова. М.: Прогресс, 1988. 704 с.
242. Гайдарь И.С. Зимнее питание лисицы в южной лесостепи Омской области // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 180 – 181.
243. Гайдарь И.С. К методике оценки результатов многодневных учетов зверей по следам на маршрутах // V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР (29 янв. – 2 февр. 1990 г.). Тез. докладов. М.: Изд-во АН СССР, 1990. С. 83.
244. Гайдарь И.С., Осадчий К.П., Гайдарь Г.С. Основные элементы поведения лисицы в снежный период // Прикладная этология. Материалы III Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 203 – 205.
245. Гайдук В.Е. Зимние тропы зверей как элементы биополей в экосистемах // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзное совещание) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 21 – 23.
246. Галковская Г.А. Основы популяционной экологии. Минск: Лексис, 2001. 196 с.
247. Гапонов С.П., Простаков Н.И. Введение в этологию. Воронеж: Изд-во Воронежского госун-та, 1998. 143 с.
248. Гардашук Г.В. Этология в системе наук. Киев: Наукова думка, 1991. 128 с.
249. Гелашвили Д.Б., Розенберг Г.С., Басуров В.А. и др. Анализ пространственной динамики напряженности экологической ситуации региона на основе обобщающего индекса антропогенной нагрузки (на примере Нижегородской области) // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Третьи Любищевские чтения. Тольятти, 2000. С. 44–52.
250. Гельмгольц Г. О восприятии вообще // Хрестоматия по психологии. Психология ощущений и восприятия / Под ред. Ю.Б. Гиппенрейтер, В.В. Любимова, М.Б. Михалевской. М.: ЧеРо. 1999. С. 21 – 46.
251. Геодакян В.А. Этологический половой диморфизм // Групповое поведение животных. М.: Наука, 1976. С. 64–67.

252. Геодакян В.А. Эволюционная теория пола // Природа. 1991. № 8. С. 60 – 69.
253. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б., Слудский А.А., Чиркова А.Ф., Банников А.Г. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967. Т. 2 (часть первая). Морские коровы и хищные. 1004 с.
254. Гибсон Дж. Экологический подход к зрительному восприятию / Под ред. А.Д. Логвиненко. М.: Прогресс, 1988. 464 с.
255. Гиляров А.М. Популяционная экология. М.: Издательство МГУ, 1990. 184 с.
256. Гиляров А.М. Экология, обретающая статус науки // Природа. 1998а. № 2. С. 89 – 99.
257. Гиляров А.М. Экология в поисках универсальной парадигмы // Природа. 1998б. № 3. С. 87 – 98.
258. Глобальные изменения климата и прогноз рисков в сельском хозяйстве России / Под ред. Иванова А.Л., Кирюшина В.И. М.: Россельхозакадемия. 2009. 518 с.
259. Глобальные и региональные изменения климата. Киев: Ника-центр, 2011. 447 с.
260. Глушков В.М. Введение в кибернетику. Киев: Изд-во АН УССР. 1964. 324 с.
261. Глушков В.М. Основы безбумажной информатики. М.: Наука. Главн. ред. физ.-мат. литературы. 1987. 552 с.
262. Годфруа Ж. Что такое психология. В 2 т. М.: Мир, 1992. Т. 1. 430 с. Т. 2. 376 с.
263. Гольцман М.Е. Социальный контроль поведения млекопитающих: ревизия концепции доминирования // Итоги науки и техники. ВИНИТИ. Зоол. позвоночных. М.: Наука, 1983. С. 71 – 150.
264. Гольцман М.Е., Крученкова Е.П. Аттракторы в социальном поведении // Шестой съезд териолог. о-ва. Тезисы докл. М., 1991. С. 61.
265. Гольцман М.Е., Наумов Н.П., Никольский А.А., Овсянников Н.Г., Пасхина Н.М., Смирин В.М. Социальное поведение большой песчанки (*Rhombomys opimus* Licht.) // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 5 – 69.
266. Горелов М.С. Животный мир. Млекопитающие // Природа Куйбышевской области / Сост.: М.С. Горелов, В.И. Матвеев, А.А. Устинова. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. С. 269 – 278, 431 – 450.
267. Горелов М.С., Магдеев Д.В., Павлов С.И., Ясюк В.П. Состояние фауны позвоночных Самарской области как отражение экологических условий // Исследования в области биологии и методики ее преподавания. Межвуз. сб. науч. тр. Вып. 3 (2). Самара, СГПУ, 2003. С. 18 – 42.

268. Гордиюк Н.М. Трофические особенности поведения лосей // V съезд Всесоюзного териологического общества АН СССР (29 января-2 февраля 1990 г.). Тезисы докладов. – М.: Изд-во АН СССР, 1990. – С. 84.

269. Гордиюк Н.М. Особенности взаимоотношений копытных и крупных хищников Южного Урала. Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. М., 1996. 48 с.

270. Горелик А.Л., Гуревич И.В., Скрипкин В.А. Современное состояние проблемы распознавания. М.: Радио и связь. 1985. 160 с.

271. Горный Е. История информации в кратком изложении. http://www.russ/ru/netcult/20010830_gorny.html , 2001.

272. Городецкий А.Я. Информационные системы. Вероятностные модели и статистические решения. СПб.: Изд-во СПбГПУ, 2003. 326с.

273. Гороховская Е.А. Этология: Рождение научной дисциплины. СПб.: Алетейя, 2001. 224 с.

274. Горшков В.В., Горшков В.Г., Данилов-Данильян В.И., Лосев К.С., Макарьева А.М. Информация в живой и неживой природе // Экология. 2002. № 3. С. 163 – 169.

275. Горшков В.Г. Энергия передвигающихся животных // Экология. 1982. № 1. С. 1 – 14.

276. Горшков П.К., Зарипов Р.З. Роль береговой полосы водохранилища в жизни некоторых видов охотничье-промысловых животных // Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилища. М.: Наука, 1969. С. 7 – 12.

277. Граков Н.Н. Горностай // Охота и охот. хоз-во. № 10. 1967. С. 20 – 21.

278. Граков Н.Н. Лесная куница. Европейский север. Центральная часть Европейской территории СССР // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1973. С. 158 – 161.

279. Граков Н.Н. Возрастной кросс в размножении как механизм регулирования численности популяции // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1979. С. 27 – 28.

280. Граков Н.Н. Территориальный метод управления популяциями соболя и лесной куницы // V съезд Всесоюзного териолог. о-ва АН СССР (29 января – 2 февраля 1990 г.). Тез. докл. М.: Изд-во АН СССР, 1990. С. 85 – 86.

281. Граков Н.Н. Лесная куница. М.: Наука. 1981. 112 с.

282. Граков Н.Н., Монахов Г.И., Шиляева Л.М. Динамика популяций пушных зверей и основы их рационального использования // Промысловая териология. М.: Наука, 1982. С. 28 – 52.

283. Григорьев Н.Д. Горностай. Региональные особенности динамики запасов, экологии и хозяйственного использования. Волжско-Камский край //

Колонок, горностай, выдра. Размещение запасов, экология, использование и охрана. М.: Наука, 1977. С. 109 – 120.
284. Григорьян Г.А., Мержанова Г.Х. Индивидуальное поведение при ошибках прогноза подкрепления и неопределенности среды // Ж. высш. нерв. деят. 2008. № 4. Т. 58. С. 407 – 433.
285. Гринин А.С., Орехов Н.А., Новиков В.Н. Математическое моделирование в экологии. Москва: ЮНИТИ, 2003. 269 с.
286. Гринченко С.Н. Информатико-кибернетический язык описания природы // Кибернетика и информатика. СПб.: Изд-во Политех. ун-та. 2006. С. 98 – 106.
287. Гринченко С.Н. Теории биологической эволюции и кибернетика: новый синтез // Эволюция. 2010. № 3. С. 81 – 102.
288. Гринченко С.Н. Целенаправленность приспосбительного поведения. 2014. www.ipi.ac.ru/sysen/dict/download.php?id
289. Гржимек Б. Для диких животных места нет. М.: Мир, 1977. 270 с.
290. Гроссман С., Тернер Дж. Математика для биологов / Под ред. Ю.М. Свирижева. М.: Высш. шк., 1983. 383 с.
291. Груздев В.В. Экология зайца-русака. М.: МГУ, 1974. 164 с.
292. Гудков В.М. Следы зверей и птиц. Энциклопедический справочник-определитель. М.: Вече, 2008. 624 с.
293. Гудрич Д., Миклл Д., Смирнов Е.Н. Проект «амурский тигр»: краткий очерк за период с 1992 по 2004 гг. Общество сохранения диких животных. Сихотэ-Алинский заповедник. Терней, Приморский край. 2005. 25 с.
294. Гурвич А.Г. Избранные труды. М.: Медицина, 1977. 351 с.
295. Гурман В.И., Ухин М.Ю. Метод улучшения дискретного управления, основанный на аппроксимации множества достижимости // Программные системы: теория и приложения. Труды Международной конференции. Переславль-Залесский. Изд-во ИПС РАН. 2004. С. 369 – 377.
296. Гурский И.Г. Лисица в Северо-Западном Причерноморье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 181 – 182.
297. Гусев А.Н. Общая психология / Под ред. Б.С. Братуся. В 7 т. Т. 2. Ощущение и восприятие. М.: «Академия», 2007. 416 с.
298. Давыдова Ю.А., Мухачева С.В. Продуктивность сообществ мелких млекопитающих в условиях химического загрязнения // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Нижний Тагил, 2010. С. 160 – 165.
299. Данилов В.А. Использование ГИС-технологий при мониторинге охотничье-промысловых млекопитающих на промышленно-осваиваемых месторождениях Якутии // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы конференции. М.: Тов. кн. изд. КМК. 2011. С. 21.

300. Данилов Н.Н. Роль хищников в ограничении численности птиц в гнездовой период // Тр. Уральск. отд. МОИП. Свердловск, 1959. Вып. 2. С. 117 – 123.
301. Данилов П.И., Ивантер Э.В. Лесная куница в Карелии // Учен. зап. Петрозаводск. ун-та: (биол. и с.-х. науки). 1967. Т. 15. Вып. 4. С. 179 – 197.
302. Данилов П.И., Туманов И.Л. Куньи Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1976. 256 с.
303. Данилова Н.Н. Психофизиологическая диагностика функциональных состояний. М.: МГУ, 1992. 192 с.
304. Дарвин Ч. Избранные письма. М.: ИЛ. 1950. 392 с.
305. Дарвин Ч. О выражении эмоций у человека и животных. СПб. 2001. 384 с.
306. Дедков В.П., Гришанов Г.В. Система особо охраняемых природных территорий как основа сохранения биологического разнообразия региона Юго-Восточной Балтики // Вестник РГУ им. И.Канта. Естественнонауч. сер. Вып. 7. Калининград, 2010. С. 8 – 14.
307. Декомб В. Современная французская философия. М: Весь мир, 2000. 337 с.
308. Делёз Ж. Логика смысла. М.: Раритет, 1998. 480 с.
309. Дерябо С.Д., Ясвин В.А. Экологическая педагогика и психология. Ростов-на-Дону: Феникс. 1996. 480 с.
310. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. М.: Мир, 1988. 184 с.
311. Дистанционные методы исследования в зоологии. Под ред. В.В. Рожнова и др. Материалы научной конференции 28 – 29 ноября 2011 г. ИПЭЭ РАН. М.: Тов. научных изд. КМК. 2011. 108 с.
312. Дмитриев А.В., Синичкин Е.А. О современных проблемах изучения и сохранения биологического разнообразия // Биодиверситиология: современные проблемы изучения и сохранения биологического разнообразия. Сб. научн. статей IV Междунар. науч.-практ. конф. Чебоксары: Новое время. 2012. С. 3.
313. Добрынин Д.В. Космические снимки как модели факторов среды в зоологических исследованиях // Дистанционные методы исследования в зоологии. Материалы конф. М.: Тов. научн. изд. КМК. 2011. С. 23.
314. Долгоносов Б.М. Нелинейная динамика экологических и гидрологических процессов. М.: Либроком / URSS, 2009. 440 с.
315. Долейш К. Следы зверей и птиц. М.: Агропромиздат, 1987. 224 с.
316. Дольник В.Р. Изучение поведения животных с помощью анализа их бюджетов времени и энергии // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: Изд-во НЦБИ АН СССР. 1986. С. 94 – 106.
317. Дрё Ф. Экология / Пер. с фр. В.В. Алпатова. М.: Атомиздат, 1976. 165 с.

318. Дружинин В.Н. Экспериментальная психология. Уч. пособие. М.: ИНФРА-М. 1997. 256 с.
319. Дубинин Н.П., Кукаркин А.З. Рецензия на книгу Ч. Ламсдена и Э. Уилсона «Огонь Прометея: размышления о происхождении психической деятельности». Кембридж: Изд-во Гарвардского ун-та, 1983. 216 с. // Журнал общей биологии. 1986. Т. 47. № 1. С. 137 – 139.
320. Дубровинская Н.В. Нейрофизиологические механизмы внимания. Онтогенетическое исследование. Л.: Наука, 1985. 144 с.
321. Дубровский Д.И. Информация, сознание, мозг. М.: Высшая школа, 1980. 286 с.
322. Дубянский М.А. Способы охоты степного хоря и ласки зимой в Приаральских Каракумах // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 315 – 316.
323. Дулькейт Г.Д. Материалы по изучению биологии соболя и соболиного хозяйства о. Большой Шантар // Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции. Т. 3. Владивосток, 1929. 119 с.
324. Дунаев В. Об одной математической модели классификации // Научно-техническая информация. Сер. 2. 1990. № 3. С. 16 – 52.
325. Душабаев З.Р. Психология и поведение животных // Мат. III Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 109 – 110.
326. Душкова Д.О., Евсеев А.В. Геоэкологический подход к решению задач экологии человека // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы разнообразия. Материалы конф. Нижний Тагил, 2010. С. 183 – 187.
327. Дьюсбери Д. Поведение животных. Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981. 327 с.
328. Дэвис Д.Е., Кристиан Д.Д. Регуляция популяций у млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 46 – 54.
329. Дюжаева И.В. Взаимоотношения двух доминирующих видов лесных грызунов / И.В. Дюжаева // Экология и охрана животных. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1982. С. 77 – 81.
330. Евсеев А.В., Красовская Т.М. Приграничные районы Мурмансткой области как элемент экологического каркаса // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Сб. мат. IV Всеросс. конф. 26 – 29 марта 2012 г. Ч. 1. Нижний Тагил, 2012. С. 147 – 151.
331. Елизаров А.В. О стратегии создания экологического каркаса степной и лесостепной зоны (по материалам программы «Экологический каркас Самарской области») // Предпосылки и перспективы формирования экологической сети Северной Евразии / Под ред. А.И. Бакка, Н.А. Соболева / Охрана живой природы. Вып. 1 (9). Нижний Новгород, 1998. С. 10 – 20.

332. Елизаров Ю.А. Некоторые аспекты ориентации животных на запаховые стимулы // Пространственная ориентация животных / Под ред. Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 100 – 107.
333. Епифанова И.П., Гопко В.Ф. Организация системы управления отходами в муниципальном образовании // Экология урбанизированных территорий. № 3, 2009. С. 60.
334. Жарков И.В., Теплов В.П., Тихвинский В.И. Материалы по питанию лисицы (*Vulpes vulpes*) в Татарской республике // Работы Волжско-Камской зональной охотничье-промысловой биологической станции. Вып. 2. Казань, 1932. С. 14 – 22.
335. Жарков И.В., Теплов В.П. Инструкция по количественному учёту охотничьих животных на больших территориях. М.: Главохота, 1958. 25 с.
336. Желтухин А.С. Биоценотические связи рыси *(Lynx lynx)* в южной тайге Верхневолжья // Зоол. журн. 1986. Т. 65. Вып. 2. С. 259 – 272.
337. Жизнеспособность популяций: природоохранные аспекты / Под ред. М. Сулея. М.: Мир, 1989. 224 с.
338. Житков Б.М. Биология лесных зверей и птиц. М., 1928. 264 с.
339. Жмуд М.Е. Необычное поведение самца лисицы обыкновенной // Прикладная этология. Материалы Ш Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 155 – 156.
340. Жукоцкий Д.Ю. Влияние антропогенного фактора на флору и фауну Оренбургской области. Оренбург: Экоиздат. 1993. С. 34 – 39.
341. Заболотских Ю.С. Видовые особенности и черты сходства в поведении собачьих // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 202– 203.
342. Заболотских Ю.С., Корытин С.А. К методике изучения поведения хищников в неволе // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 356 – 358.
343. Заварзин Г.А. Составляет ли эволюция смысл биологии? // Вестник РАН. 2006. Т. 76. № 6. С. 522 – 543.
344. Завьялов Н.А. Некоторые наблюдения за маркировочным поведением бобров *(Castor fiber L.)* в зоне временного затопления Рыбинского водохранилища // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 110. Вып. 1. С. 12 – 19.
345. Заде Л.А. Понятие лингвистической переменной и его применение к принятию приближенных решений. М.: Мир, 1976. 168 с.
346. Зайцев В.А. Использование участков обитания и пространственная структура популяций у лесных копытных Artiodactyla // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 397 – 411.
347. Зайцев Г.Н. Методика биометрических расчетов. М.: Наука, 1973. 256 с.
348. Заславский С.Я. Анализ одного класса решающих систем // Биологическая кибернетика. Киев: Наукова думка, 1970. С. 57 – 66.

349. Захаров А.С. Рельеф // Природа Куйбышевской области / Сост. М.С.Горелов, В.И.Матвеев, А.А.Устинова. Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1990. С. 45 – 76.
350. Захаров А.С., Горелов М.С. Зеленая книга Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области. Самара: Кн. изд-во, 1995. 352 с.
351. Захаров К.В. Особенности экологии куньих в условиях сильной урбанизации г. Москвы. Дисс. … канд. биол. наук. М., 2005. 170 с.
352. Зворыкин Н.А. Как определить свежесть следа. М. – Л.: КОИЗ, 1934а. 30 с.
353. Зворыкин Н.А. Охота на лисиц. Л.: КОИЗ, 1934б. 68 с.
354. Зворыкин Н.А. Повадки животных. М.: Изд. д. Рученькиных, 2006. 172 с.
355. Зворыкин Н.А., Бианки В.В., Рябов В.В. Охотнику о зверях. М.: Воениздат, 1953. 215 с.
356. Зимний маршрутный учёт охотничьих животных. Сб. научн. тр. УНИЛ Главохоты РСФСР. М.: Изд-во ГУОХ и заповедников, 1981. 236 с.
357. Зинкевич Э.П. Феромоны и механизмы химической коммуникации млекопитающих. Дисс. … д-ра хим. наук. 03.00.16. М., 2003. 530 с.
358. Зинченко В.П. Вступительная статья // Вертгеймер М. Продуктивное мышлени / Под ред. С.Ф. Горбова и В.П. Зинченко. М.: Пргресс, 1987. С. 5 – 26.
359. Злобин Б.Д. Адаптивные особенности поведения лисицы Прибалхашья в местах ондатровых поселений // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Матер. I Всесоюзн. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. М.: Наука, 1972. С. 218 – 219.
360. Злобин Б.Д. Пищевая конкуренция лисицы и солонгоя в ондатровых угодьях Прибалхашья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 183 – 184.
361. Зорина З.А., Полетаева И.И. Зоопсихология. Элементарное мышление животных. М.: Аспект Пресс, 2002. 320 с.
362. Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И. Основы этологии и генетики поведения. М.: Высшая школа. 2002. 383 с.
363. Иваницкий А.М., Стрелец В.Б., Корсаков И.А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М.: Наука, 1984. 301 с.
364. Иваницкий А.М. Синтез информации в ключевых отделах коры как основа субъктивных переживаний // Журнал высшей нервной деятельности. 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 209 – 225.
365. Иваницкий В.В. Сравнительный анализ поведения близких видов животных // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: Изд-во НЦБИ АН СССР. 1986. С. 141 – 156.

366. Иваницкий В.В. Коммуникация у животных: теории и факты // Поведение животных и человека: сходство и различия. Пущино: Изд-во НЦБИ АН СССР, 1989. С. 124 – 141.
367. Иванов А.А. Этология с основами зоопсихологии. Уч. пособие. СПб.: Лань, 2007. – 624 с.
368. Иванова Т.П. Климат // Природа Куйбышевской облсти. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. С. 6 – 27.
369. Ивантер Э.В. Опыт картирования плотности населения некоторых млекопитающих и птиц в Карелии по данным районных пушных заготовок и материалам специальных количественных учетов // Совещание по вопросам зоологической картографии. М.: 1963. С. 58 – 61.
370. Ивантер Э.В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 245 с.
371. Ивантер Э.В. Закономерности и причины многолетних изменений численности лисицы в Карельской АССР // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 184 – 186.
372. Ивантер Э.В. Млекопитающие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2001. 208 с.
373. Ивантер Э.В., Коросов А.В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов. Петрозаводск: Изд-во ПГУ, 1992. 163 с.
374. Игамбердиев А.У. Время в биологических системах // Журн. общ. биол. 1985. Т. 46. № 4. С. 471 – 482.
375. Игенбаева Н.О. Ландшафтно-экологические исследования и их роль в разработке концепции рационального природопользования. Омск, 2006. 53 с.
376. Издебский В.М. Полезный мизо- и энтомофаг биоценозов Северного Причерноморья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 186 – 187.
377. Измайлов Ч.А., Черноризов А.М. Психофизиология эмоций // Психофизиология / Под ред. Ю.А. Александрова. СПб.: Питер, 2011. С. 173 – 250.
378. Ильин В.Ю., Ермаков О.А., Лукьянов С.Б. Новые данные по распространению млекопитающих в Поволжье и Волго-Уральском Междуречье // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1996. Т. 101. Вып. 2. С. 30 – 37.
379. Ильина Н.С. Эколого-географический анализ флоры фитоценозов овражно-балочной системы // Интродукция, акклиматизация растений и окружающая среда. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1978. С. 54 – 58.
380. Ильина Н.С. Флора и растительность овражно-балочных систем южной части Самарской Луки // Социально-экологические проблемы Самарской Луки. Тез. докл. Куйбышев, 1990. С. 90 – 92.

381. Ильина Н.С., Устинова А.А. Сокско-Кинельское муждуречье // Зеленый шум. Куйбышев: Куйб. Книжн. изд-во. 1986. С. 26 – 32.
382. Ильина Н.С., Устинова А.А., Ильина В.Н. Ясеневые дубравы в пойме р. Волги // Экологические проблемы крупных рек – 3. Тез. докл. Междунар. молодеж. конф. Тольятти. ИЭВБ РАН, 2003. С. 104.
383. Ильичев В.Г. Устойчивость, адаптация и управление в экологических системах. М.: Физматлит, 2009. 231 с.
384. Ильченко О.Г. К вопросу о способах дробления поведенческого потока // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 42 – 45.
385. Иноземцев А.Н. Биологические предпосылки защитных механизмов при срывах высшей нервной деятельности // Вестник Московского ун-та. Сер. «Биология», 2009, № 2. С. 3 – 14.
386. Исаченко А.Г. Оптимизация природной среды. М.: Мысль, 1980. 138 с.
387. Ичас М. О природе живого: механизмы и смысл. М.: Мир, 1994. 496 с.
388. Кавеленова Л.М., Прохорова Н.В. К использованию фитокомпонента биоразнообразия в экологическом картировании урбосреды // Изв. Самарск. НЦ РАН. 2004. Т. 6. № 2. С. 318 – 328.
389. Калабухов Н.И. Периодические (сезонные и годичные) изменения в организме грызунов, их причины и последствия. Л.: Наука, 1969. 249 с.
390. Калецкая М.Л., Немцев В.В. Примененеие методов картирования при зоологических исследованиях в Дарвинском заповеднике // Совещание по вопросам зоологической картографии. М.: 1963. С. 91 – 93.
391. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979. 256 с.
392. Канеман Д. Внимание и усилие. М. 2006. С. 71 – 123.
393. Канторович Л.В. Экономический расчёт наилучшего использования ресурсов. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 347 с.
394. Капланов Л.Г. Тигр, изюбрь, лось. М.: Моск. о-во испыт. прир. 1948. 192 с.
395. Карасева Е.В., Телицина А.Ю., Самойлов Б.Л. Млекопитающие Москвы в прошлом и настоящем. М.: Наука, 1999. 244 с.
396. Касимов Н.С. Эколого-геохимическая оценка состояния городов // Экогеохимия городских ландшафтов. М.: Изд-во МГУ, 1995. С. 20 – 39.
397. Кассирер, Э. Опыт о человеке // Проблема человека в западной философии / Пер. А. Муравьева. М., 1988. С. 3 – 30.
398. Кастлер Г. Азбука теории информации // Теория информации в биологии. М.: ИЛ, 1960. С. 9 – 53.
399. Кастлер Г. Возникновение биологической организации. М.: Мир, 1967. 92 с.
400. Кашкаров Д.Н. Экология животных. Л.: Наука, 1944. 316 с.

401. Келер В. Исследование интеллекста человекоподобных обезьян / Под ред. Л.С. Выготского. М.: Изд-во Академии коммунист. воспитания. 1930. 207 с.
402. Керженцев А.С. Функциональная экология / Под ред. Э.Г. Коломыца. Москва: Наука, 2006. 259 с.
403. Киндлер Е. Языки моделирования / Под ред. Г.Т. Артамонова, М.И. Нечипуренко. М.: Энергоиздат, 1985. 153 с.
404. Кириков С.В. Птицы и млекопитающие в условиях ландшафтов южной оконечности Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 421 с.
405. Кириков С.В. Промысловые животные, природная среда и человек. М.: Изд-во АН СССР, 1966. 348 с.
406. Кирис И.Д. Важнейшие этапы развития и основные достижения советского охотоведения в связи с научной деятельностью ВНИИЖП // Вопр. охот. хоз-ва и звероводства. М.: Изд-во МОИП, 1965. С. 3 – 14.
407. Клауснитцер Б. Экология городский фауны. М.: Мир, 1990. 246 с.
408. Климат Куйбышева / Под ред. Ц.А. Швера. Л.: Гидрометеоиздат. 1983. 224 с.
409. Климов В.В., Любищев А. Проблемы органической формы // Человек. 1991. № 2. С. 22 – 35.
410. Клиническая иммунология и аллергология / Под ред. Л. Йегера. М.: Медицина, 1986. 480 с.
411. Клятис Б.Д., Изместьева Л.В. Семейно-груповое поведение лисиц в эксперименте // Прикладная этология. Матер. Ш Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 67 – 68.
412. Князьков В.С., Волченская Т.В. Введение в теорию автоматов. Интернет-университет информационных технологий. 2008. http://www.edu.ru/modules.php?page_id=6&name=Web_Links&l_op=viewlinkinfo&lid=81795
413. Ковалев А.К., Мозговой Д.П. Состояние животного мира городских лесов // Г.С. Розенберг, Г.П. Краснощеков, Г.К. Сульдимиров. Экологические проблемы г. Тольятти (Территориальная комплексная схема охраны окружающей среды). Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1995. С. 85 – 94.
414. Коваль А.Г., Редько В.Г. Поведение модельных организмов, обладающих естественными потребностями и мотивациями // Математическая биология и биоинформатика. 2012. Т. 7. № 1. С. 266 – 273.
415. Ковда В.А. Биосфера и человечество // Биосфера и ее ресурсы. М.: Наука, 1971. С. 7 – 52.
416. Ковда В.А. Аридизация суши и борьба с засухой. М.: Наука, 1977. 272 с.
417. Коган А.Б., Наумов Н.П., Режабек Б.Г., Чораян О.Г. Биологическая кибернетика / Под ред. А.Б. Когана. М.: Высш. шк., 1977. 408 с.

418. Коган А.Б., Чораян О.Г. Физиологические механизмы анализа сигналов // Пространственная ориентация животных / Под ред. Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 13 – 16.
419. Козлов В.Н. Дискретный подход к моделированию в естествознании и модели в биологии. М.: Изд-во МГУ. 1990. 71 с.
420. Козловский И.С. Рысь Евразии: эколого-географическая характеристика по регионам. Вятско-Камское Заволжье // Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны / Отв. ред. Е.Н. Матюшкин, М.А. Вайсфельд. М.: Наука, 2003. С. 168 – 216.
421. Кокаева Ф.Ф. Поведение как критерий поражающего действия техногенного загрязнения среды на организм животных и эффективности мер коррекции. Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. Москва, 2006. 49 с.
422. Кокшайский Н.В. О соотношениях между формой и функцией и их преобразованиях в филогенезе // Морфологические аспекты эволюции. М.: Наука, 1980. С. 37 – 52.
423. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
424. Колмогоров А.Н. Основные понятия теории вероятности. М.: ПНТИ, 1936. 356 с.
425. Колмогоров А.Н. Три подхода к определению понятия количества информации // Проблемы передачи информации. 1965. Вып. 1. Т. 1. С. 3 – 11.
426. Колмогоров А.Н. Качественное изучение математических моделей динамики популяций // Вопросы кибернетики. М. 1972. № 55. С. 100 – 106.
427. Колмогоров А.Н. Автоматы и жизнь // Кибернетика – неограниченные возможности и возможные ограничения. Итоги развития. М.: Наука, 1979. С. 10 – 29.
428. Колмогоров А.Н. Теория информации и теория алгоритмов. – М.: Наука, 1987. – 304 с.
429. Коломыц Э.К. Принципы и методы ландшафтно-экологического анализа природных комплексов города // Природный комплекс большого города. – М.: Наука, 2000. С. 40–47.
430. Колонок, горностай, выдра. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1977. 216 с.
431. Колпаков Ф.А. Формальное описание и визуальное моделирование биологических систем. Автореф. дисс. … канд. биол. наук по спец. 03.01.09. Москва, 2011. 23 с.
432. Кондаков Н.И. Логический словарь-справочник. М.: Наука, 1975. 720 с.
433. Конобеева В.К., Салтанкин В.П. Экологическое состояние водохранилищ Волжского каскада. Екатеринбург: Виктор. 1997. 258 с.
434. Кораблев П.Н., Кораблев М.П., Кораблев Н.П. Популяционные аспекты полового диморфизма в гильдии куньих Mustelidae // Современные проблемы

природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 90-летию ВНИИОЗ. Киров. 2012в. С. 158 – 159.
435. Корж А.П. Уменьшение емкости среды как основная причина исчезновения видов // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Сб. мат. IV Всеросс. конф. 26 – 29 марта 2012 г. Нижний Тагил, 2012. С. 268 – 270.
436. Корнилова Т.В. Введение в психологический эксперимент. М.: Изд-во Московского ун-та. 1997. 256 с.
437. Корогодин В.И. Определение понятия «информация» и возможности использования его в биологии // Биофизика, 1983. Т. 28. Вып. 1. С. 171 – 177.
438. Корогодин В.И. Информация и феномен жизни. Пущино: Пущинский НЦ АН СССР, 1991. 202 с.
439. Корогодин В.И., Корогодина В.Л. Информация как основа жизни. Дубна: Изд. центр «Феникс», 2000. 208 с.
440. Королёва Ю.В. Биоиндикация атмосферных выпадений тяжелых металлов на территории Калининградской области // Вестник РГУ им. И.Канта. Вып. 7. Калининград, 2010. С. 39 – 45.
441. Коротаев Г.П. Материалы по питанию лесной куницы в Жигулевском заповеднике // Тезисы докл. IV съезда Териологич. общ-ва. М., 1986. С. 99 – 101.
442. Корытин Н.С. Регуляция плодовитости в эксплуатируемых популяциях лисиц // Экология. 1983. № 2. С. 79 – 81.
443. Корытин Н.С. Анализ выживаемости обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) на фазах роста и снижения численности // Экология. 2002. № 3. С. 201 – 208.
444. Корытин Н.С. Изменения численности хищных млекопитающих на Среднем Урале под воздействием антропогенных факторов // Экология. 2011. № 3. С. 205 – 210.
445. Корытин Н.С. Структурно-функциональный анализ популяций промысловых млекопитающих при антропогенном воздействии // Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. Екатеринбург. 2013. 40 с.
446. Корытин Н.С., Корытин С.А., Соломин Н.Н. Некоторые итоги многолетнего изучения динамики популяции обыкновенной лисицы // Вопр. прикл. экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров, 1997. С. 140 – 142.
447. Корытин С.А. Зимняя экология лисицы в Кировской области. // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1968а. Т. 73. № 5. С. 35 – 47.
448. Корытин С.А. Материалы по экологии лисицы // Развитие охотничьего хозяйства Украинской ССР. Ч. I. Киев: Наукова думка, 1968б. С. 47 – 69.

449. Корытин С.А. К вопросу об ориентации лисиц с помощью обоняния в естественных условиях // Научно-техн. информ. ВНИИОЗ. Вып. 30. Киров, 1970. С. 37 – 47.
450. Корытин С.А. Изменчивость обонятельного поведения млекопитающих и ее значение в эволюции // Первое Всесоюзн. совещ. по экологическим и эволюционным аспектам поведения животных. Реф. докладов. М.: Наука. 1972а. С. 212 – 214.
451. Корытин С.А. Теоретические основы управления поведением животных // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Матер. I Всесоюзн. совещ. по экол. и эволюц. аспектам поведения животных. М.: Наука, 1972б. С. 26 – 27.
452. Корытин С.А. Методика изучения ольфакторного поведения хищных млекопитающих (Carnivora) // Териология. Новосибирск: Наука. Сибирское отд. 1972в. С. 341 – 353.
453. Корытин С.А. Теоретические основы управления поведением млекопитающих при помощи запахов // Экологические и эволюционые аспекты поведения животных. М.: Наука, 1974. С. 68 – 79.
454. Корытин С.А. Некоторые особенности обонятельного поведения млекопитающих // Управление поведением животных. Докл. участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1978. С. 149 – 151.
455. Корытин С.А. Запахи в жизни зверей. М.: Знание, 1979а. 128 с.
456. Корытин С.А. Поведение и обоняние хищных зверей. М.: Изд-во МГУ, 1979б. 224 с.
457. Корытин С.А. К воздействию антропогенного фактора на поведение животных // Поведение охотничьих животных. Сб. статей под ред. С.А. Корытина. Киров: Волго-Вятское издательство, 1981. С. 5 – 19.
458. Корытин С.А. Повадки диких зверей. М.: Агропромизд. 1986. 319 с.
459. Корытин С.А. Метод для изучения пространственной структуры популяций, территориального размещения млекопитающих и пространственно-временных особенностей их двигательной активности // Рационализация методов изучения охотничьих животных / Под ред. С.А. Корытина. Киров: Изд-во ВНИОЗ, 1988. С. 100 – 107.
460. Корытин С.А. Приманки зверолова: Управление поведением зверей с помощью апеллентов. Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 1998. 288 с.
461. Корытин С.А. Как звери находят приманку // Охота и охотничье хозяйство. 2000. № 1. С. 12 – 14.
462. Корытин С.А. Приманка на лисицу // Охота и охотничье хозяйство. 2001. № 12. С. 12 – 15.
463. Корытин С.А. Новые научные направления, сложившиеся во ВНИИОЗ // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства.

Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров, 2002. С. 52 – 53.
464. Корытин С.А., Азбукина М.Д. Острота обоняния у животных в разные сезоны года. // II Всесоюзн. совещ. по хим. коммуникации животных. Тез. докл. М.: Наука, 1983. С. 94 – 96.
465. Корытин С.А., Азбукина М.Д. Материалы по обонятельному поведению млекопитающих // ТР. ВНИИОЗ. Киров: Волго-Вятск. кн. изд-во. 1975. Вып. 25. С. 183 – 315.
466. Корытин С.А., Азбукина М.Д. Сезонные изменения остроты обоняния у животных и влияние на нее тренировки обонятельного анализатора // Химическая коммуникация животных. М.: Наука, 1986. С. 287 – 294.
467. Корытин С.А., Соломин Н.Н. Материалы по экологии псовых // Вопросы экологии промысловых животных. Тр. ВНИИ животного сырья и пушнины. Вып. 22. М.: Наука, 1969. С. 154.
468. Корытин С.А., Соломин Н.Н. Половые и возрастные особенности поведения лисиц – причины избирательности некоторых способов добывания этих зверей // Управление поведением животных. Докл. участн. II Всес. конф. по поведению животных. М.: Наука. 1978а. С. 153 – 154.
469. Корытин С.А., Соломин Н.Н. Факторы, определяющие отношение промысловых зверей к запаховым апеллентам // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978б. С. 111 – 112.
470. Корытин С.А., Соломин Н.Н. Влияние плотности на долю размножающихся самок в популяции лисицы // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УрО РАН. Свердловск, 1980. С. 13–14.
471. Корытин С.А., Соломин Н.Н. Изучение активности зверей по следам // Механизмы поведения. Материалы Ш Всес. конф. по поведению. Т. 1. М.: Наука, 1983. С. 227- – 229.
472. Корытин С.А., Соломин, Н.Н. Реакция зверей на лыжню и зимние маршрутные учеты // Поведение охотничьих животных. Сб. научных трудов. Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 1988. С. 97 – 110.
473. Корытин С.А., Соломин Н.Н. Суточная активность и учеты зверей // Охотоведение и природопользование. Материалы конф., посвящ. 30-летию подготовки биологов-охотоведов в г. Кирове. Киров, 1995. С. 48 – 52.
474. Корытин С.А., Соломин Н.Н. О связях суточной активности хищника и жертвы // Вопр. прикл. экологии (природопользования), охотоведения и звероводства. Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 1997. С. 147 – 149.
475. Корытин С.А., Соломин Н. Н., Гайдар А. А. Поведение лисиц в снежный период // Сб. науч.-техн. информ. ВНИИЖСП. Киров, 1969. Вып. 25. С. 21– 26.

476. Костандов Э.А. Психофизиология сознания и бессознательного. СПб.: Питер, 2004. 167 с.
477. Костандов Э.А. Значение контекста когнитивной деятельности в формировании неосознаваемых зрительных установок // Росс. физиол. журн. им. Сеченова, 2006. Т. 92, № 2. С. 164 – 177.
478. Котенкова Е.В. Методические подходы к изучению химической коммуникации млекопитающих. Обонятельные сигналы как механизм этологической изоляции между видами // Итоги науки и техники ВИНИТИ. Сер. Зоол. позвоночных. 1988. Т. 15. С. 92 – 151.
479. Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. М. Изд-во МГУ. 1986. 240 с.
480. Кочергин А.Н., Цайер З.Ф. Информациогенез и вопросы его оптимизации. Новосибирск, 1977. 232 с.
481. Кочуров Б.И. Экодиагностика и сбалансированное развитие. Москва-Смоленск. М.: Маждента, 2003. 384 с.
482. Кошелев А.И. Проблемы подготовки зоологов-полевиков в современных условиях // Фундаментальные и прикладные исследования и образовательные традиции в зоологии наземных позвоночных. Материалы Междунар. науч. конф., посвящ. 135-летию ТГУ (14 – 18 окт. 2013 г.). Томск. 2013. С. 58.
483. Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С. Поведенческие и физиологические особенности трех видов лесных полевок (Clethrionomys, Rodentia, Cricetidae) в связи с пространственной структурой их популяций // Зоол. журн., 2008. Т. 87. № 12. С. 1509 – 1517.
484. Крапивный А.П., Дидиченко Н.П. Биоэкологический и математический анализ сложных форм поведения животных. Харьков: Изд-во ХГУ, 1989. 80 с.
485. Краснощеков Г.П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975. С. 34–52.
486. Краснощеков Г.П., Розенберг Г.С. Экология «в законе». Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 2002. 248 с.
487. Краткий психологический словарь / Сост. Л.А. Карпенко. Под общ. ред. А.В. Петровского, М.Г. Ярошевского. М.: Изд-во полит. лит-ры. 1985. 431 с.
488. Крегтс Дж. У. Задачи управления движением // Математическое моделирование / Под ред. Ю.П. Бупало. М.: Мир, 1979. С. 21 – 34.
489. Крутова В.И. Использование метода кинологической идентификации запахов при изучении крупных хищников // Бюл. МОИП. Отдел биолог. 2001. Т. 106. Вып. 6. С. 3 – 13.
490. Крученкова Е.П., Гольцман М.Е. Родительское поведение песца *(Alopex lagopus Semenov)* на острове Медном. Факторы, определяющие связь взрослых песцов и детенышей // Зоол. журн. 1994. Т. 73. С. 88–108.

491. Крушинский Л.В. Формирование поведения животных в норме и патологии. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1960. 264 с.
492. Крушинский Л.В. Избранные труды. Проблемы поведения животных. М.: Наука, 1993. 275 с.
493. Кудинов К. Жигулевский государственный заповедник. Куйбышев: Куйб. книжн. изд-во, 1982. 48 с.
494. Кудинов К.А. Жигулевский заповедник. Тольятти, 2007. 126 с.
495. Кудрявцев В.Б., Алешин С.В., Подколзин А.С. Введение в теорию автоматов. М.: Наука, Главн. ред. физ.-мат. лит-ры. 1985. 320 с.
496. Кудрявцев В.Б., Грунский И.С., Козловский В.А. Анализ поведения автоматов // Дискретная математика. 2009. Т. 21. Вып. 1. С. 3 – 35.
497. Кузякин В.А., Челинцев Н.Г., Ломанов И.К. Методические указания по организации, проведению и обработке данных зимнего маршрутного учёта охотничьих животных в РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР. 1990. 51 с.
498. Куляшова Г.К. Из опыта по формированию экологических знаний и умений в детских садах г. Уфы // Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. Тезисы докладов III республ. научн. конференции. Под ред. М.Х. Хасанова, М.М. Гимадеева и др. Казань: Изд-во АН Татарстана. 1997. С. 313.
499. Курхинен Ю.П. Млекопитающие и тетеревиные птицы Восточной Фенноскандии в условиях антропогенной трансформации таежных экосистем. Дисс… на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук по спец. 03.00.08 и 03.00.16. Петрозаводск. 2001. 384 с.
500. Курятов Н.С., Рожнов В.В. Организация групп хорьков: оценка стабильности // V съезд Всесоюзн. териол. о-ва АН СССР. Тезисы докл. М., 1990. С. 31 – 32.
501. Кукарцев В.А. Полевые наблюдения за поведением горностая *(Mustela erminea)* // Поведение охотничьих животных. Сб. статей. / Под ред. С.А. Корытина. Киров: Волго-Вятское издательство, 1981. С. 69–72.
502. Кэндел Э. Клеточные основы поведения. М.: Мир. 1980. 598 с.
503. Лабас Ю.А., Крылов А.М. Случайный поиск – стратегия живых систем // Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 63 – 78.
504. Лавик-Гудолл Дж., Лавик-Гудолл Г. Невинные убийцы. М.: Мир, 1977. 176 с.
505. Лакан Ж. Функция и поле речи и языка в психоанализе / Пер. с фр. А.К. Черноглазова. М.: Гнозис, 1995. 192 с.
506. Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1968. 284 с.
507. Ламарк Ж.Б. Избранные произведения в двух томах. Том 1. Вступительные лекции к курсу зоологии. Философия зоологии. Изд-во АН СССР. 1955. 965 с.

508. Ланкин Ю.Г. Моделирование экологической сложности на основе самоорганизующихся адаптивных сетей // Математическое моделирование в экологии. ЭКОМАТМОД – 2009. Материалы конф. Пущино, 2009. С. 153 – 155.
509. Ларина Н.И., Голикова В.Л. Видовой состав и распространение млекопитающих // Вопросы биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов. Изд-во Саратовского ун-та, 1968. С. 105 – 133.
510. Лебедев М.В. Стабильность языкового значения. М.: Эдиториал УРСС, 1998. С. 49 – 61.
511. Леви-Строс К. Первобытное мышление / Пер. с фр. А. Островского. М.: Терра. Книжный клуб. 1999. 412 с.
512. Левин К. Определение понятия «поле в данный момент» // Хрест. по истории психологии. Период открытого кризиса / Под ред. П.Я. Гальперина, А.Н. Ждан. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 131 – 145.
513. Левин К. Теория поля в социальных науках. СПб.: Речь, 2000. 365 с.
514. Левич А.П. Структура экологических сообществ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 181 с.
515. Левич А.П. Семиотические структуры в экологии, или существует ли экологический код? // Человек и биосфера. М.: Изд-во МГУ, 1983. № 8. С. 68 – 77.
516. Левич А.П. Тезисы о времени естественных систем // Экологический прогноз. М.: Моск. ун-т, 1986. С. 163 – 188.
517. Левич А.П., Булгаков Н.Г., Максимов В.Н., Рисник Д.В. Создание экологически эффективной системы контроля состояния природной среды на основе нормативов качества, устанавливаемых непосредственно по систематическим данным мониторинга // Актуальные проблемы природопользования. Вып. 12. М.: ИПЦ «Луч», 2010. С. 20 – 24.
518. Левыкин С., Чибилев А. Российские степи: взгляд на XXI век с позиций природоохранного пиара // Степной бюллетень. 2002. № 11. 72 с.
519. Лекявичюс Э. Информационый статус экосистем // Экологический прогноз. М.: Моск. ун-т, 1986. С. 157 – 163.
520. Леонтьев А.Н. Философия психологии. М.: Изд-во МГУ, 1994. 228 с.
521. Лесной план Саратовской области. Проект / Под ред. И.Н. Потапова. Саратов. 2008. 175 с.
522. Лисицына Т.Ю. Лежбище северных морских котиков как биологическое сигнальное поле // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещание) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 62– 64.
523. Лобачев Ю.С. Материалы по этологии горностая в горах Юго-Востока Казахстана // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 106 – 111.

524. Ловицкий В.А. О забывании информации // Биологическая кибернетика. Киев: Наукова думка, 1970. С. 73 – 78.
525. Лозан А.М. Поведение лисицы в неволе // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 189 – 190.
526. Ломанов И.К. Научные основы охотничьего ресурсоведения / Под ред. Н.В. Ломановой. М.: Центрохотконтроль. 2007. 291 с.
527. Ломов Б.Ф. Психология: итоги, проблемы, эксперименты // Природа, 1981. № 2. С. 24 – 31.
528. Лоренц К. Кольцо царя Соломона / Под ред. Е.Н. Панова. М.: Знание, 1978. 208 с.
529. Лосев С. Как обложить лисицу // Охота и охотничье хозяйство. № 10, 1967. С. 24 – 28
530. Лотман Ю.М. Семиосфера. СПб.: «Искусство-СПБ», 2000. 704 с.
531. Лоули Дж. Личность «Олдос» // Зарубежная радиоэлектроника. 1963. № 1. С. 18 – 36.
532. Лукаревский В.С. Коммуникативное поведение и структура популяции переднеазиатского леопарда на Западном Копетдаге // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещание) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 68–70.
533. Лукаревский В.С. Коммуникативное поведение: механизмы размещения и территориальные взаимоотношения крупных хищников (леопарда, волка и полосатой гиены) Западного Копетдага // Там же. С. 70 – 73.
534. Львов И.А. Особенности поведения лисицы в Ростовской области // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 191–192.
535. Любищев А.А. Понятие номогенеза // Теоретические проблемы экологии и эволюции (Вторые Любищевские чтения). Тольятти, 1995. С. 25 – 35.
536. Любищев А.А. О природе наследственных факторов: критическое исследование. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. 2006. 211 с.
537. Ляпунов А.А., Стебаев И.В. О биогеоценологическом уровне управления в рамках биосферы // Проблемы кибернетики: сборник статей. М.: Наука, 1964. Вып. 11. С. 147 – 151.
538. Ляпунов А.А., Яблонский С.В. О теоретических проблемах кибернетики // Кибернетика, мышление, жизнь: сб. статей. М.: Мысль, 1964. С. 61–75.
539. Ляпунов А.А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. М.: Наука. 1980. 336 с.
540. Ляпунов А.М. Общая задача об устойчивости движения. Харьков: Изд-во Харьковского матем. общ-ва. 1892. 364 с.

541. Мазур М. Качественная теория информации. М.: Мир, 1974. 239 с.
542. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.
543. Майнарди Д. Собака и лисица. Правдивый рассказ о свободном путешествии по царству этологии. М.: Мир, 1980. 151 с.
544. Мак-Фарленд Д. Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. М.: Мир, 1988. 518 с.
545. Макфедьен Э. Экология животных. Цели и методы. М.: Мир. 375 с.
546. Малинецкий Г.Г. Хаос, структуры, вычислительный эксперимент. М.: Наука, 1997. 255 с.
547. Малиновский А.А. Некоторые вопросы организации биологических систем // Организация и управление. М.: Наука, 1960. С. 105 – 133.
548. Мамонтов В.Н. Коэффициент предпочтения и его использование при оценке качества мест обитания диких животных // Экология, 2009, № 2. С. 155 – 157.
549. Мантейфель Б.П. Экологические и эволюционные аспекты поведения животных // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных / Под ред. Б.П. Мантейфеля. М.: Наука, 1974. С. 5 – 32.
550. Мантейфель Б.П. Экология поведения животных. М.: Наука, 1980. 224 с.
551. Мантейфель П.А. Жизнь пушных зверей. М.: Воен. изд-во, 1948. 142 с.
552. Мантейфель Б.П., Павлов Д.С., Ильичев В.Д., Баскин Л.М. Биологические основы управления поведением животных // Экологические основы управления поведением животных. М.: Наука, 1980. С. 5 – 24.
553. Мануш П.С. Численность лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) и ее влияние на другие виды в условиях национального парка «Завидово» // Совр. пробл. природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров. 2002. С. 296 – 298.
554. Мариковский П.И. К вопросу познания следов уссурийских животных // Тр. Дальневост. филиала АН СССР. Сер. зоологическая. 1956. Т. 3 (6). С. 327 – 386.
555. Мариковский П.И. Следы животных. М.: Лесная промышленность, 1970. 80 с.
556. Марков В.И, Островский В.М, Островский М.А. Структурный системный подход к анализу коммуникативных систем животных // Поведение животных в сообществах. М.: Наука, 1983. С. 4 – 5.
557. Марр Д. Зрение. Информационный подход к изучению представления и обработки зрительных образов. М.: Радио и связь, 1987. 400 с.
558. Мартынов Е.Н., Масайтис В.В. Типологизация и бонитировка местообитаний лесных охотничьих животных // Совр. пробл.

природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров. 2002. С. 299 – 301.
559. Марютина Т.М., Ермолаев О.Ю. Введение в психофизиологию. Уч. пособие по курсу «Общая и возрастная психофизиология». М.: Флинта, 1977. 240 с.
560. Матвеев В.И. Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги. Куйбышев, 1990а. 192 с.
561. Матвеев В.И. Реки и другие водоемы. Лиственные леса. Луга // Природа Куйбышевской области / Сост. М.С. Горелов, В.И. Матвеев, А.А. Устинова. Куйбышев: Куйб. кн. изд-во, 1990б. С. 100 – 127, 153 – 173, 192 – 235.
562. Матвеев В.И., Горелов, М.С. Памятники природы Куйбышевской области. Куйбышев: Кн. изд-во, 1986. 157 с.
563. Матвеев В.И. Динамика растительности водоемов бассейна Средней Волги // Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во. 1990. 192 с.
564. Матвеев Н.М., Терентьев В.Г. Изучение лесных экосистем степного Поволжья. Куйбышев: изд-во КГУ, 1990. 48 с.
565. Матюшкин Е.Н. О взаимоотношении харзы (*Martes flavigula* Bodd.) и кабарги (*Moschus moschiferus* L.) в Среднем Сихтэ-Алине и история формирования их биоценотической связи // Териология. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1974а. С. 227 – 252.
566. Матюшкин Е.Н. Рысь. М.: Лесная промышленность, 1974б. 64 с.
567. Матюшкин Е.Н. Выбор пути и освоение территории амурским тигром (по данным зимних троплений) // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977а. С. 146 – 178.
568. Матюшкин Е.Н. Зимние тропления и анализ избирательного освоения участков обитания у крупных хищных млекопитающих // Управление поведением животных. Материалы II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1977б. С. 197 – 198.
569. Матюшкин Е.Н. Деревья с тигровыми метками // Охота и охотничье хозяйство. 1987. № 7. С. 16 – 17.
570. Матюшкин Е.Н. Следы и метод тропления в изучении крупных хищных млекопитающих // Зоол. журн. 2000. Т. 79. № 4. С. 412 – 429.
571. Матюшкин Е.Н. Избранные работы. М.: Изд-во КМК, 2005. 630 с.
572. Машкин В.И., Пиминов В.Н., Панкратов А.П., Синицын А.А., Скуматов Д.В., Соловьев В.А., Суханова М.С., Сышев И.М., Утробина В.В. Бюллетень состояния охотничьих ресурсов, их численность и добыча по регионам России в сезон 2008 – 2009 гг. Киров. 2009. 78 с.
573. Мейтус В.Ю. К задаче описания поведения организма во внешней среде // Биологическая кибернетика. Сб. статей. Киев, 1970. С. 79 – 85.
574. Мелехов И.С. Лесоведение. М.: Лесная промышленность. 1980. 460 с.

575. Мелик-Гайказян И.В. Информационные процессы и реальность. М.: Наука. Главн. ред. физ.-мат. лит-ры. 1998. 192 с.
576. Мельник К.С., Эрнандес-Бланко Х.А., Литвинова Е.М., Чистополова М.Д., Огурцов С.В., Поярков А.Д. Биотопическая избирательность и характер подвижности волка *Canis lupus* (MAMMALIA, CANIDAE) в пределах его семейного участка в заповеднике Калужские Засеки // Зоол. журн., 2000, Т. 79, № 4. С. 471 – 479.
577. Мельников Г.П. Системология и языковые аспекты кибернетики. М.: Советское радио, 1978. 368 с.
578. Менджел М., Кларк К. Динамические модели в экологии поведения. М.: Мир, 1992. 300 с.
579. Меннинг О. Поведение животных. Вводный курс. М.: Мир, 1982. 360 с.
580. Месарович М., Мако Д., Такахара И. Теория иерархических многоуровневых систем. М.: Мир, 1973. 344 с.
581. Месарович М., Такахара Я. Общая теория систем: математические основы / Пер. с англ. Э.Л. Наппельбаума. Под ред. С.В. Емельянова М.: Мир, 1978. 314 с.
582. Местецкий Л.М. Математические методы распознавания образов. Курс лекций. МГУ, ВМиК. 2006. http://www.ccas.ru/frc/papers/mestetskii04course.pdf
583. Методики изучения типологических особенностей высшей нервной деятельности животных. М., Л.: Наука, 1964. 232 с.
584. Методы исследования в экологии и этологии. Сб. науч. тр. Пущино: Изд. АН СССР, 1986. 306 с.
585. Методы компьютерной обработки изображений / Под ред. В.А. Сойфера. М.: Физматлит. 2003. 784 с.
586. Мечковская Н.Б. Семиотика. Язык, природа, культура. М.: Academia, 2004. 432 с.
587. Миддерндорф А.Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 2. Отд. 5. Сибирская фауна. СПб. 1869. 310 с.
588. Микешина Л.А. Философия науки. Современная эпистемология. М.: Прогресс-Традиция, 2005. 464 с.
589. Милн Л. Дж., Милн М. Чувства животных и человека. М.: Мир, 1966. 303 с.
590. Митлев В.Д., Панченко Л.А., Ризниченко Г.Ю., Терехин А.Т. Теория вероятностей и математическая статистика. Математические модели. М.:. Академия, 2009. 320 с.
591. Миркин Б.М. Закономерности развития растительности речных пойм. М.: Наука, 1974. 174 с.
592. Мирутенко В.С., Ломанова Н.В., Берсенев А.Е. и др. Методические рекомендации по организации, проведению и обработке данных зимнего

маршрутного учета охотничьих животных в России (с алгоритмами расчета численности). М.: ФГУ «Центрохотконтроль», 2009. 40 с.
593. Михайлов В.Б., Егоров С.О. Особенности питания и изменения численности лисицы в связи с деятельностью человека // Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания. – Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 1980. Т. 2. С. 170 – 179.
594. Михайловский Б.А. К вопросу взаимоотношений соболя *(Martes zibbelina)* и колонка *(Mustela sibirica)* на среднем Сихотэ-Алине // Поведение охотничьих животных. Сб. статей / Под ред. С.А. Корытина. Киров: Волго-Вятское изд-во, 1981. С. 65 – 69.
595. Михеев А.В. Сравнительная характеристика питания куниц рода Martes в лесных экосистемах степной зоны Украины // Вестник зоологии. 2002. № 36 (3). С. 45 – 54.
596. Михеев А.В. Роль почвенного покрова в формировании информационных полей млекопитающих в лесных биогеоценозах // Грунтознавство. 2003. Т. 4. № 1 – 2. С. 43 – 50.
597. Михеев А.В. Информационное поле лесной куницы (*Martes martes* L.) в снежный период года в условиях степных лесов Украины // Поволж. экол. журн. 2009. № 3. С. 228 – 237.
598. Михеев А.В. Актуальная и потенциальная информативность элементов биологического сигнального поля млекопитающих // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Тов-во науч. изд. КМК. 2013. С. 35 – 41.
599. Мозговая О.А. Светлохвойные леса Башкирского заповедника, их фитоценотическая характеристика и особенности возобновления сосны и лиственницы. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Москва, 1974. 25 с.
600. Мозговая О.А., Матвеев В.И., Кропотов С.К. Сосудистые растения Куйбышевской области // Вопросы лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ. 1979. Вып. 4. С. 72 – 113.
601. Мозговая О.А., Мозговой Д.П. Ландшафтно-экологический анализ большого города // Известия Самарского НЦ РАН. Самара, 2001, № 2. С. 135 – 141.
602. Мозговой Д.П. Динамика численности и некоторые вопросы экологии южноуральской популяции белок // Материалы Всесоюзн. науч.-произв. совещания по белке. Киров. 1967. С. 17 – 20.
603. Мозговой Д.П. О питании лесной куницы // Сб. тр. Башкирского гос. заповедника. Вып. 3. М.: Лесная промышленность, 1971. С. 132.
604. Мозговой Д.П. Этологическая дифференциация популяций южноуральской куницы // Вопр. лесной биоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1976. С. 7 – 14.

605. Мозговой Д.П. Полиморфизм в поведении куниц // Физиология и популяционная экология животных. Саратов, 1978. Вып. 6. С. 8 – 16.
606. Мозговой Д.П. Использование концепции информационного биологического поля в биогеоценотических исследованиях // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1980. С. 119 – 125.
607. Мозговой Д.П. Сигнальные биологические поля куниц в антропогенной среде // Экология и охрана животных. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1982. С. 3 – 15.
608. Мозговой Д.П. Влияние регулирования стока Волги на животный мир поймы Самарской Луки // Проблемы рационального использования и охраны природного комплекса Самарской луки. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1983а. С. 105 – 107.
609. Мозговой Д.П. Использование концепции информационного биологического поля в биоценотических исследованиях // Рекламный выпуск Приволжского межобластного отделения ВААП, III кв. Куйбышев, 1983б. С. 19 – 21.
610. Мозговой Д.П. Характеристика внутривидовых и межвидовых отношений животных в антропогенной среде на основе концепции информационных биологических полей // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1985а. С. 138 – 149.
611. Мозговой Д.П. Коммуникации млекопитающих в среде с интенсивным антропогенным воздействием // Региональные проблемы экологии. Казань, 1985б. С. 171 – 172.
612. Мозговой Д.П. Сравнительный анализ структуры коммуникативных систем млекопитающих на основе концепции сигнальных биологических полей // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1986а. С. 3 – 11.
613. Мозговой Д.П. Информационные системы и концепция сигнальных (биологических) полей млекопитающих // IV съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Тез. докл. Том 1. М.: Изд-во АН СССР, 1986б. С. 287.
614. Мозговой Д.П. Характеристика взаимодействий животных в антропогенной среде // Экология животных Поволжья и Приуралья. Куйбышев: Изд-во КПИ, 1986в. С. 175 – 176.
615. Мозговой Д.П. Параметры сигнальных биологических полей млекопитающих как показатель степени воздействия человека на природу. // Вопр. экологии и охраны природы Нижнего Поволжья. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1986г. С. 90 – 98.
616. Мозговой Д.П. Сигнальные биологические поля млекопитающих как индикатор антропогенного воздействия на природу // Групповое поведение животных. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1987. С. 3 – 9.

617. Мозговой Д.П. Отношение между теорией биологических сигнальных полей и практикой полевых исследований // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988а. С. 89 – 92.
618. Мозговой Д.П. Изучение биологических сигнальных полей млекопитающих методом тропления следов их жизнедеятельности // Там же. 1988б. С. 92 – 94.
619. Мозговой Д.П. Концептуальный переход от теории сигнальных полей млекопитающих к ее практическому использованию // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1988в. С. 137 – 141.
620. Мозговой Д.П. Временная характеристика сигнальных биологических полей млекопитающих как информационных систем // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1989а. С. 9 – 14.
621. Мозговой Д.П. Экологические особенности популяций млекопитающих и организация учетов численности // Всесоюзн. совещ. по проблеме кадастра и учёта животного мира. Тезисы докл. Уфа, АН СССР, 1989б. С. 327 – 328.
622. Мозговой Д.П. Параметры сигнальных биологических полей как показатель степени воздействия человека на природу // Вопр. экологии и охраны животных в Поволжье. Саратов, 1989. С. 96 – 101.
623. Мозговой Д.П. Анализ биологических сигнальных полей млекопитающих как информационных систем // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Сб. научн. тр. Куйбышев: Куйбыш. ун-т, 1990. С. 141 – 150.
624. Мозговой Д.П. Влияние антропогенной среды на популяции диких животных // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия. Тольятти: ИЭВБ РАН, ОСНП «Парквей», 1999. С. 54 – 61.
625. Мозговой Д.П. Установки, предпосылки и перспективы теории информационно-знакового поля млекопитающих // Известия Самарского НЦ РАН. Самара, 2004, № 2. С. 341 – 349.
626. Мозговой Д.П. Информационно-знаковые поля млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Дисс. в форме научн. докл. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук по спец. 03.00.16 – экология. Тольятти, 2005а. 49 с.
627. Мозговой Д.П. Поведение диких животных как показатель естественного изменения среды в окрестностях промышленного мегаполиса // Экология и промышл. России, 2005б. С. 27 – 31.
628. Мозговой Д.П. Информационно-знаковые поля и поведение млекопитающих: теория и практика // Вестник СамГУ. Естественнонаучная серия. № 2 (36). Самара, 2005в. № 2 (36). С. 238 – 249.

629. Мозговой Д.П., Владимирова Э.Д. Предмет «психологической экологии» // Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. Тез. докл. III республ. научн. конф. /Под ред. М.Х. Хасанова, М.М. Гимадеева и др. Казань: Изд-во АН Татарстана, 1997. С. 262.
630. Мозговой Д.П., Владимирова Э.Д. Животный мир рекреаций: современное состояние и тенденции изменения численности // Экологические проблемы бассейнов крупных рек – II. Материалы Междунар. научн. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. С. 124.
631. Мозговой Д.П., Владимирова Э.Д. Сигнальные поля и поведение животных в сигнально-информационной среде // Известия Самарск. научн. центра РАН. Самара, 2002. № 2. С. 207 – 215.
632. Мозговой Д.П., Ковалёв А.К. Динамика видового состава и численности млекопитающих в урбанистических комплексах Самарской области // Современные проблемы экологии. Материалы науч. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1992. С. 60 – 66.
633. Мозговой Д.П., Мозговая О.А. Повреждения сосен полевками в Башкирском государственном заповеднике // Териология. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1972. С. 391 – 395.
634. Мозговой Д.П., Мозговая О.А. Влияние антропогенной среды на популяцию куницы лесной // Актуальные экологические проблемы республики Татарстан. Тез. докл. респ. науч. конф. Казань, 1997. С. 107.
635. Мозговой Д.П., Мозговая О.А. Психологические аспекты экологического образования // Современные аспекты экологии и экологического образования. Материалы Всеросс. науч. конф. (19 – 23 сент. 2005 г.) / Под ред. О.П. Ермолаева, Н.М. Мингазовой и др. Казань: Изд-во КГУ. 2005. С. 58 – 59.
636. Мозговой Д.П., Окунев В.В. Сигнальные биологические поля куниц в условиях с разной степенью антропогенного воздействия // Вопр. лесной биогеоценологии, экологии и охраны природы в степной зоне. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1983. С. 117 – 122.
637. Мозговой Д.П., Розенберг Г.С. Сигнальное биологическое поле млекопитающих: теория и практика полевых исследований. Самара: Самарский ун-т, 1992. 119 с.
638. Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Владимирова Э.Д. Информационные поля и поведение млекопитающих. Самара: Самарск. ун-т, 1998. 92 с.
639. Мозговой Д.П., Розенберг Г.С., Мозговая О.А. Экология. Психологические аспекты экологического воспитания и образования. Самара: Самарск. ун-т., 2001. 106 с.
640. Мозговой Д.П., Сигарев В.А. Влияние заповедного режима и численности мелких грызунов на половой состав и характер перемещений

лесной куницы // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1976. Вып. 5. С. 3 – 12.
641. Мозговой Д.П., Сигарев В.А. Миграционная активность некоторых хищников на Южном Урале как фактор динамики численности // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 6 – 9.
642. Мозговой Д.П., Сулейманова Л.Н., Романов П.В. Синхронизация ритмов активности животных // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 94 – 97.
643. Мозговой Д.П., Юдина И.В. Сигнальное поле млекопитающих: предмет и метод природных исследований // Теоретические проблемы экологии и эволюции. Тольятти: ИЭВБ РАН , 1995. С. 14 – 19.
644. Моисеев Н.Н., Александров В.В., Тарко А.М. Человек и биосфера. Опыт системного анализа и эксперименты с моделями. М.: Наука, 1985. 272 с.
645. Монахов Г.И., Бакеев Н.Н. Соболь. М.: Лесная промышленность, 1981. 240 с.
646. Мониторинг состояния загрязнения атмосферного воздуха в Самарской области в 1994 г. Самара: Приволжское территориальное УГМОС, 1995. 988 с.
647. Морозов В.В. Теория и практика системно-структурного анализа и синтеза механизмов взимодействия в организационно-технических системах. Авторферат дисс. … д-ра техн. наук: 08.00.28. Самара, 1998. 50 с.
648. Моррис Ч. Основания теории знаков // Семиотика. М.: Радуга, 2001а. С. 45 – 97.
649. Моррис Ч. Знаки и действия // Семиотика. М.: Радуга, 2002б. С. 129 – 144.
650. Мотивы поведения животных. Сер. «Знание». Биология. 1971. № 2. 75 с.
651. Мышкис А.Д. Элементы теории математических моделей. М.: КомКнига, 1992. 192 с.
652. Мятлев В.Д., Панченко Л.А., Ризниченко Г.Ю., Терехин А.Т. Теория вероятностей и математическая статистика. Математические модели: учебн. пособие. М.: Изд. центр «Академия», 2009. 320 с.
653. Наатанен Р. Внимание и функции мозга. М.: Изд-во МГУ, 1998. 550 с.
654. Наатанен Р., Алхо К., Сомс М. Мозговые механизмы селективного внимания // Когнитивня психология. М.: Наука, 1986. 260 с.
655. Назаренко О.П. Антропогенная нагрузка на природные системы и влияние факторов среды на динамику некоторых нозологических форм заболеваний (на модели Тарского района Омской области). Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Омск, 2001. 22 с.
656. Назаров А.А. Опыт географического анализа результатов зимнего маршрутного учета белки и куниц в областях Европейской части РСФСР //

Зимний маршрутный учёт охотничьих животных. Сб. науч. тр. УНИЛ Главохоты РСФСР. М.: Изд-во ГУОХ и заповедников, 1981. С. 44 – 66.
657. Найссер У. Познание и реальность. М.: Мир, 1981. С. 34 – 129.
658. Напалков А.В. Формирование и взаимодействие систем рефлексов как основа адаптации к сложным условиям среды // Механизмы адаптивного поведения. Л.: Наука, 1986. С. 70 – 77.
659. Напалков А.В., Целкова Н.В. Информационные процессы в живых организмах. М.: Высш. шк., 1974. 320 с.
660. Насимович А.А. Опыт изучения экологии млекопитающих путем зимних троплений // Зоол. журн. 1948а. Т. 27. № 4. С. 371 – 373.
661. Насимович А.А. Экология лисицы в Лапландском заповеднике // Тр. Лапл. гос. заповедника. М.: Изд-во МОИП. 1948б. Вып. 3. С. 39 – 79.
662. Насимович А.А. Экология лесной куницы // Тр. Лапл. гос. заповедника. М., 1948в. Вып. 3. С. 81 – 105.
663. Насимович А.А. Биология ласки на Кольском полуострове в связи с конкурентными отношениями с горностаем // Зоол. журн. Т. 28. Вып. 2. 1949. С. 177 – 182.
664. Насимович А.А. Роль режима снежного покрова в жизни копытных животных на территории СССР. М.: Изд-во МОИП. 1955. 403 с.
665. Насимович А. А. О снежном покрове в горах Среднего Урала и его влияние на жизнь животных // Географический сборник. М.: Наука, 1963. С. 113 – 129.
666. Насимович А.А. Используемая лосем территория // Биол. и промысел лося. Вып 2. М.: Наука, 1965. С. 9 – 16.
667. Насимович А.А. Экологические адаптации к экстремальным условиям зимнего обитания у копытных животных на территории СССР // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1970. С. 58 – 64.
668. Насимович А.А. Лесная куница. Прибалтика // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1973. С. 154 – 155.
669. Натишвили Т.А. Роль образной памяти в эволюции поведения // Руководство по физиологии. Физиология поведения: Нейробиологические закономерности. Л.: Наука, 1987. С. 524 – 620.
670. Наумов Н.П. Экология животных. М.: Выс. школа, 1963. 618 с.
671. Наумов Н.П. Структура популяций и динамика численности наземных позвоночных // Зоол. журн. 1967. Т. 46. Вып. 10. С. 1470 – 1486.
672. Наумов Н.П. Проблемы пространственной ориентации // Пространственная ориентация животных / Под ред. Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 3 – 12.
673. Наумов Н.П. Пространственные структуры вида млекопитающих // Зоол. журн. 1971а. Т. 50. Вып. 7. С. 965 – 979.

674. Наумов Н.П. Уровни организации живой материи и популяционная биология // Журн. общ. биологии. 1971б. Т. 32, № 6. С. 651 – 666.
675. Наумов Н.П. Этологическая структура популяций наземных позвоночных // Поведение животных. Экологические и эволюционные аспекты. Материалы I Всесоюз. совещ. по экологическим и эволюц. аспектам поведения животных. М.: Наука, 1972. С. 37 – 39.
676. Наумов Н.П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных // Журн. общ. биологии. 1973а. Т. 34. № 6. С. 808 – 817.
677. Наумов Н.П. Теоретические основы и принципы экологии // Современные проблемы экологии. М.: Наука, 1973б. С. 3 – 20.
678. Наумов Н.П. Сигнализация, сигнальные биологические поля и их значение в жизни млекопитающих // I Междунар. териол. конгресс по млекопитающим. Москва, 6 – 12 июня 1974 г. Реф. докладов. Т. 2. М.: ВИНИТИ, 1974. С. 62 – 64.
679. Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Вестн. АН СССР, 1975. № 2. С. 55 – 62.
680. Наумов Н.П. Биологические сигнальные поля, поведение и популяционная организация животных // Тезисы докладов участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1976а. С. 27 – 38.
681. Наумов Н.П. Биологические сигнальные поля, поведение и популяционная организация животных // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1976б. С. 281 – 283.
682. Наумов Н.П. Биологические (сигнальные) поля и их значение в жизни млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977а. С. 93 – 108.
683. Наумов Н.П. Популяционная экология (очерк проблем и задач). Предисловие // Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977б. С. 16 – 20.
684. Наумов Н.П. Структура и саморегуляция биологических макросистем // Биологическая кибернетика. М.: Высш. школа, 1977в. С. 336 – 398.
685. Наумов Н.П. Предисловие // Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 3 – 7.
686. Наумов Н.П., Гольцман М.Е. Поведенческие и физиологические реакции млекопитающих на запахи сородичей по виду // Успехи соврем. биол. Вып. 3., 1972. С. 427 – 443.
687. Наумов Н.П., Гольцман М.Е., Крученкова Е.П., Овсянникова Н.Г., Попов С.В., Смирин В.М. Сигнальное поведение песца на острове Медном. Факторы, определяющие пространственно-временной режим активности //

Экология, структура популяций и внутривидовые коммуникативные процессы у млекопитающих. М.: Наука, 1981. С. 31 – 75.
688. Наумов С.П., Руковский Н.Н. Природные и антропогенные факторы пространственной дифференцировки населения *Martes martes L.* (Carnivora) // I Междунар. териол. конгресс по млекопитающим. Москва, 6 – 12 июня 1974 г. Реф. докладов. Т. 2. М.: ВИНИТИ, 1974. С. 66 – 67.
689. Нахушев А.М. Уравнения математической боиологии. М.: Высшая школа, 1995. 301 с.
690. Нейман Дж. Общая и логическая теория автоматов // А. Тьюринг. Может ли машина мыслить? М.: Изд-во физ.-мат. лит. 1960. С. 59 – 102.
691. Нейман Дж. Теория самовоспроизводящихся автоматов. М.: Мир, 1971. 281 с.
692. Некипелов Н.В. Об адаптивном значении размеров млекопитающих // I Междунар. териол. конгресс по млекопитающим. Москва, 6 – 12 июня 1974 г. Реф. докладов. Т. 2. М.: ВИНИТИ, 1974. С. 68 – 69.
693. Непомнящих В.А. Решение животными нечетко поставленных задач поиска и создание искусственных поисковых агентов // VIII Национ. конф. по искусственному интеллекту с междунар. уч. Труды конф. М.: Изд-во физ.-мат. лит. 2002. Т. 2. С. 819 – 827.
694. Непомнящих В.А. Увеличение изменчивости поведения животных вследствие автокорреляций // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 5. С. 243 – 252.
695. Никитин М.В. Предел семиотики // Вопр. языкознания, 1997. № 1. С. 3 – 14.
696. Никифорова Л.Н., Ухин М.Ю. Приближенный синтез дискретного оптимального управления // Программные системы: теория и приложения. Тр. Междунар. конф. Переславль-Залесский: Изд-во ИПС РАН. 2004. С. 377 – 378.
697. Николаева А.И., Николаев А.С., Панов В.В. Методика изучения летнего распределения куньих по биотопам Барабинской низменности // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 331 – 332.
698. Никольский А.А. Корреляции между популяционной структурой, акустической активностью и признаками звуковых сигналов у млекопитающих // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещание) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 102 – 104.
699. Никольский А.А., Рощина Е.Е., Сорока О.В. Некоторые черты зимней экологии степной пищухи в заповеднике «Оренбургский» // Бюл. МОИП. Отд. биолог. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 17 – 24.
700. Никольский А.А. Экологические аспекты концепции биологического сигнального поля млекопитающих // Зоол. журн. 2003, Т. 82, № 4. С. 443 – 449.

701. Никольский А.А. Ключевая идея концепции биологического сигнального поля // Э.Д. Владимирова, Д.П. Мозговой. Тропление следов как метод изучения информационно-знакового поля млекопитающих. Уч. пособ. для студ. биол. спец. высш. учебн. заведений. Самара, 2010. (Электронное изд. инф. системы Самарского госун-та). С. 3 – 11.
702. Никольский А.А. Ключевая идея концепции биологического сигнального поля. 2010. http://samlib.ru/m/mozgowoi_d_p/f.shtml
703. Никольский А.А. Идея экологического наследования в трудах профессора Н.П. Наумова // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова и др. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. С. 12 – 15.
704. Никольский А.А., Новикова О.Б., Наумов Н.П. Пространственно-временная характеристика биологического сигнального поля (на примере рева бухарского оленя *Cervus elaphus bactrianus Lidekker*) // Экология. 1975. № 1. С. 100 – 102.
705. Никольский А.А., Рощина Е.Е., Сорока О.В. некоторые черты зимней экологии степной пищухи в заповеднике «Оренбургский» // Бюл. МОИП. Отдел биол. 2000. Т. 105. Вып. 6. С. 17 – 24.
706. Никольский А.А., Фроммолт К.-Х. Звуковая активность волка. М.: Изд-во МГУ, 1989. С. 1 – 128.
707. Нинбург Е.А. Введение в общую экологию (подходы и методы). М.: Тов. науч. изд. КМК, 2005. 138 с.
708. Новейший философский словарь / Сост. А.А. Грицанов. Минск.: Изд-во В.М. Скакун. 1998. 896 с.
709. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Изд-во МГУ, 1953. 502 с.
710. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.: АН СССР, 1956. 294 с.
711. Новиков Г.А. Программа и методика изучения экологии животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1957. 35 с.
712. Новиков Г.А. Экология зверей и птиц лесостепных дубрав. Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. 352 с.
713. Новиков Г.А. Адаптивные особенности экологии и поведения лесных зверей и птиц в зимних условиях обитания // Проблемы современной биологии. Тр. Петергофск. биол. ин-та ЛГУ. 1970а. № 20. С. 134 – 154.
714. Новиков Г.А. Отряд хищные // Новиков Г.А., Айрапетьянц А.Э., Пукинский Ю.Б., Стрелков П.П., Тимофеева Е.К. Звери Ленинградской области (фауна, экология и практическое значение). – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1970б. – 360 с.

715. Новиков Г.А. Современное состояние териологии // I Междунар. териол. конгресс по млекопитающим. Москва, 6 – 12 июня 1974 г. Реф. докладов. Т. 2. М.: ВИНИТИ, 1974. С. 79 – 83.
716. Новиков Г.А. Отечественная териология в начале 70-х годов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80. Вып. 1. С. 76 – 90.
717. Новиков Г.А. Исторические и логические связи этологии с экологией // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 1. С. 5 – 14.
718. Новиков Г.А. Современное состояние териологии // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 111 – 143.
719. Новиков Г.А. Основы общей экологии и охраны природы. Л.: Наука, 1979. 350 с.
720. Новиков Г.А. Очерк истории экологии животных. Л.: Наука, 1980. 288 с.
721. Новиков Г.А. Жизнь на снегу и под снегом. Л.: Изд-во ЛГУ, 1981. 192 с.
722. Новосельцев В.Н. Организм в мире техники: кибернетический аспект. М.: Наука, 1989. 239 с.
723. Норман Б.Ю. Основы языкознания. Минск: Изд-во фонда Сороса, 1996. 205 с.
724. Нуратдинов Т., Реймов Р. Влияние антропогенного фактора на изменение численности хищных зверей южного приаралья // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1979. С. 50 – 51.
725. Нуркова В.В. Общая психология. В 7 т. Том 3. Память / Под ред. Б.С. Братуся. М.: Академия, 2006. 320 с.
726. Обедиентова Г.В. Формирование речных систем Русской равнины. М.: Наука, 1975. 173 с.
727. Обтемперанский С.И. Сравнительный анализ питания енотовидной собаки, лисицы и барсука в Воронежской области // Бюл. О-ва естествоиспытателей при Воронежском госун-те. Воронеж: Изд-во ВГУ, 1959. Т. 10. С. 68 – 99.
728. Овсянников Н.Г. Биографический метод в изучении популяций млекопитающих // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: Изд. АН СССР, 1986. С. 157 – 178.
729. Огнев С.И. Млекопитающие Самарской губернии и Уральской области. М. 1925. 47 с.
730. Огнев С.И. Жизнь леса. М.: МОИП, 1950. 118 с.
731. Одегова Л.А. Об охране хищных животных в районах нового освоения // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1979. С. 51 – 52.
732. Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
733. Одум Ю. Экология. В 2 т. М.: Мир, 1986. Т. 1. 328 с. Т. 2. 376 с.

734. Озерова Г.Н., Покшишевский В.В. География мирового процесса урбанизации. М.: Прсвещение, 1981. 190 с.

735. Оленев В.Г., Покровский А.В., Оленев Г.В. Анализ особенностей зимующих миграций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1970. С. 64 – 69.

736. Орлов А.И. Нечисловая статистика. М.: М-Пресс, 2004. 513 с.

737. Орлов В.А., Филиппов Л.И. Теория информации в вопросах и упражнениях. М.: Высшая школа, 1976. 136 с.

738. Орлов О.Ю. Роль зрения в пространственной ориентации и сигнализации позвоночных // Пространственная ориентация животных / Под ред. Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ, 1970. С. 29 – 34.

739. Осика Д.Г., Отинова А.Ю., Пономарева Н.А. О природе глобального потепления и естественных причинах формирования климатических аномалий и катастроф // Аридные экосистемы. 2013. Т. 19. № 4 (57). С. 104 – 112.

740. Осмоловская В.И., Приклонский С.Г., Теплова Е.Н. Территориальное размещение *Canis lupus* L., *Vulpes vulpes* L. и *Lynx lynx* L. в лесной зоне Европейской части РСФСР // I Междунар. териол. конгресс по млекопитающим. Москва, 6 – 12 июня 1974 г. Реф. докладов. Т. 2. М.: ВИНИТИ, 1974. С. 93.

741. Основы сенсорной физиологии / Под ред. Р. Шмидта. Пер с англ. М.: Мир, 1984. 249 с.

742. Охотина М.В., Костенко В.А. Полиэтиленовая пленка – перспективный материал для изготовления ловчих заборчиков // Фауна и экология наземных позвоночных Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 1974. С. 193 – 196.

743. Ошмарин П.Г., Пикунов Д.Г. Следы в природе. М.: Наука. 1990. 294 с.

744. Очерки по истории экологии. М.: Наука, 1970. 291 с.

745. Павлинов И.Я. Классификация как гипотезы: вхождение в проблему // Журнла общей биологии. 1995. Т. 56. № 4. С. 411 – 424.

746. Павлов Б.К. Управление популяциями охотничьих животных. М.: Агропромиздат, 1989. 144 с.

747. Павлов Б.К. Экологический мониторинг // Методология оценки состояния экосистем / Под ред. О.М. Кожовой, В.В. Воробьева. Ростов-на-Дону: ООО «ЦВВР», 2000. 128 с.

748. Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. // И.П. Павлов. Избр. Труды / Под ред. Э.А. Асратяна. М.: Наука, 1951. 616 с.

749. Павлов И.П. Общие типы высшей нервной деятельности животных и человека // Психология индивидуалдьныхразличий. М.: Че Ро. 2000. 331 – 317 с.

750. Падайга В.И. Экологические основы управления численностью оленьих в Литовской ССР. Автореф. дисс. … д-ра биол. наук. Тарту, 1984. 50 с.

751. Пажетнов В.С. Сигнальные метки в поведении бурых медведей // Зоол. журн. 1979. № 58. Вып. 10. С. 1536 – 1542.
752. Пажетнова С.И., Пажетнов В.С. Поведение бурого медведя при посещении посевов овса // Экология медведей. Новосибирск, 1987. С. 146 – 152.
753. Пажетнов В.С. Бурый медведь. М.: Агропромиздат, 1990. 216 с.
754. Панов Е.Н. Знаки, символы, языки. М.: Знание, 1980. 191 с.
755. Панов Е.Н. Новые тенденции в изучении коммуникации животных // Поведение животных в сообществах. Т. 2. М.: Наука, 1983а. С. 6 – 8.
756. Панов Е.Н. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука, 1983б. 423 с.
757. Панов Е.Н. Роль этологии в изучении внутрипопуляционной организации: формирование современных взглядов // Системные принципы и этологические подходы в изучении популяций. Пущино: Изд-во НЦ РАН. 1984. С. 8 – 15.
758. Панов Е.Н. Знаки, символы, языки. Коммуникация в царстве животных и в мире людей. М.: КМК Scientific Press. 2005а. 496 с.
759. Панов Е.Н. Судьбы сравнительной этологии // Зоол. журн. 2005б. Т. 84. № 1. С. 104 – 123.
760. Пантелеев П.А. Эволюционная стратегия изменений размеров тела млекопитающими // Экология. 1981. № 6. С. 5 – 14.
761. Пасеков В.П. Математические модели экологических взаимодействий // Математиечские модели в популяционной биологии. Сер. Математическая биология и медицина. М.: ВНИИТИ. 1988. Т. 2. С. 4 – 80.
762. Переведенцев Ю.П., Шанталинский К.М., Важнова Н.А., Наумов Э.П., Шумихина А.В. Изменение климата Приволжского федерального округа в последние десятилетия и их взаимосвязь с геофизическими факторами // Вестн. Удмуртского ун-та. Сер. Биология. Науки о Земле. 2012. Вып. 4. С. 122 – 135.
763. Переладова О.Б. Анализ изменений оптического сигнального поля как показатель интенсивности использования оленями территории // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 123 – 126.
764. Перепелица В.А., Тебуева Ф.Б. Дискретная оптимизация и моделирование в условиях неопределенности. М.: Академия Естествознания. 2007. 305 с.
765. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 281 с.
766. Песец, лисица, енотовидная собака. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1985. 158 с.

767. Петухов А.Г. Методы определения численности животных, трофические связи и влияние на них антропогенных воздействий. М.: Изд-во МГУ, 1989. 214 с.
768. Петухов Н.В., Паршаков В.Г. и др. Лесной план Пензенской области. Пенза, 2008. 391 с.
769. Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
770. Пинкер С. Язык как инстинкт / Под ред. В.Д. Мазо. М.: Едиториал УРСС, 2004. 456 с.
771. Пирс Ч.С. Начала прагматизма. СПб.: Лаборатория метафизич. исслед. философского факультета СПбГУ. Алетейя, 2000. 318 с.
772. Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарск. ун-т, 2001. 387 с.
773. Плешак Т.В. К экологии горностая // IV съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Тез. докладов. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1986. С. 317.
774. Плешак Т.В. Поведение горностая в трансформированных рубками южнотаежных угодьях // Поведение охотничьих животных. Сб. науч. тр. Киров. 1988а. С. 30 – 40.
775. Плешак Т.В. К маркировочной деятельности горностая // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюз. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988б. С. 135 – 137.
776. Плешак Т.В. Необычная маркировочная деятельность бурого медведя *Ursus arctos* // Экология. 1990. № 2. С. 80 – 82.
777. Плохинский Н.А. Биометрия. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР. 1961. 365 с.
778. Плюснина И.З., Трут Л.Н. Влияние доместикации на чувствительный период первичной социализации у серебристо-черных лисиц // Прикладная этология. Матер. Ш Всесоюзн. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1983. С. 81 – 83.
779. Поваров Г.Н. Норберт Винер и его «Кибернетика» (от редактора перевода) // Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Сов. радио, 1968. С. 5 – 28.
780. Поведение охотничьих животных. Сб. статей / Под ред. С.А. Корытина. Киров: Волго-Вятское издательство, 1981. 183 с.
781. Полетаев И.А. Сигнал (о некоторых понятиях кибернетики). М.: Сов. радио, 1958. 404 с.
782. Полетаев И.А. К определению понятия «информация». Семантический аспект. Информация по смыслу // Исследования по кибернетике. М.: Сов. радио, 1970. С. 211 – 227.
783. Поликарпов И.А., Кондратюк Е.Ю., Петровский Д.В., Новиков Е.А. Ресурсное обеспечение метаболизма в разных условиях обитания у красной

полевки (*Myodes rutilus*) // Актуальные проблемы современной териологии. Материалы Всерос. конф. 18 – 20 сент. 2012 г. Новосибирск, 2012. С. 125.
784. Полуэктов Р.А., Пых Ю.А., Швытов И.А. Динамические модели экологических систем. Л.: Гидрометеоиздат. 1980. 288 с.
785. Полянская Е.А. Характеристика синоптических процессов в Среднем Поволжье // Эколого-географические проблемы регионов России. Материалы III Всеросс. научно-практич. конф. Самара: Изд-во ПГСГА. 2012б. С. 75 – 82.
786. Пономарев Г.В., Малышев Ю.С. Новое направление в ресурсоведении и охране млекопитающих // Актуальные проблемы современной териологии. Материалы Всерос. конф. 18 – 20 сент. 2012 г. Новосибирск, 2012. С. 174.
787. Понтрягин Л.С., Болтянский В.Г., Гамкрелидзе Р.В., Мищенко Е.Ф. Математическая теория оптимальных процессов. М.: Физматгиз. 1961. 391 с.
788. Попов Л.В., Седов А.Е., Чудов С.В. Развитие концепций информации. http://www.biometrica.tomsk.ru/biom-2000/sedov.html , 2000.
789. Попов С.В. Социальные взаимодействия и социальная структура – возможные связи характеристик поведения и социальных структур // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: Изд-во НЦБИ АН СССР. 1986. С. 121 – 140.
790. Попов С.В., Ильченко О.Г. Методические рекомендации по этологическим наблюдениям за млекопитающими в неволе. – М.: Изд-во Моск. зоопарка, 1990. – 76 с.
791. Попов С.В., Чабовский А.В. Понятие социальности в исследованиях млекопитающих. // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 1. С. 4 – 15.
792. Поппер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс. 1983. 605 с.
793. Поярков А.Д. Биологическое сигнальное поле: этологический, экологический и эволюционный аспекты проблемы // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова и др. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. С. 24 – 32.
794. Прайор К. Не рычите на собаку. О дрессировке животных и людей. М.: Селена, 1995. 416 с.
795. Прибрам К. Языки мозга. М.: Прогресс, 1975. 463 с.
796. Пригожин И. Философия нестабильности // Вопросы философии. 1991, № 6. С. 46 – 52.
797. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. М.: Едиториал УРСС, 2003. 312 с.
798. Приклонский С.Г. Пересчетные коэффициенты для обоработки данных зимнего маршрутного учета промысловых зверей по следам // Бюл. МОИП. 1965. Т. 70 (6). С. 5 – 12.
799. Приклонский С.Г. Зимний маршрутный учет охотничьих животных // Методы учета охотничьих животных в лесной зоне. Тр. Окского госзаповедника. Вып. 9. Рязань: Московский рабочий. 1973. С. 35 – 62.

800. Приклонский С.Г. Факторы, влияющие на протяженность суточного хода лисицы // Тр. Окского госзаповедника. М. 1975. Вып. 11. С. 47 – 59.

801. Приклонский С.Г. Протяженность суточного хода и некоторые вопросы экологии и значения волка в зимний период // Зимний маршрутный учёт охотничьих животных. Сб. науч. тр. УНИЛ Главохоты РСФСР. М.: Изд-во ГУОХ и заповедников, 1981. С. 131 – 158.

802. Природа Куйбышевской области / Под ред. М.С. Горелова, В.И. Матвеева, А.А. Устиновой. Куйбышев: Кн. изд-во, 1990. 464 с.

803. Природный комплекс большого города: ландшафтно-экологический анализ / Под ред. Э.Г. Коломыца, Г.С. Розенберга, О.В. Глебовой и др. М.: Наука, МАИК «Наука / Интерпериодика», 2000. 286 с.

804. Промптов А.Н. Птицы в природе. Руководство для определения птиц Европейской части СССР и их изучения в природных условиях. Учпедгиз, 1949. 460 с.

805. Проссер Л. Хеморецепция // Сравнительная физиология животных / Под ред. Т.М. Турпаева. М.: Мир, 1977. С. 434 – 460.

806. Простаков Н.И., Комарова Н.И. Питание и биотопическое распределение лесной куницы (*Martes martes* L.) в условиях Усманского бора и смежных территорий Воронежской и Липецкой областей // Вестник ВГУ. Сер. хим., биол., фармация. 2009. № 2. С. 116 – 123.

807. Пространственная ориентация животных / Под ред. Н.П. Наумова. М.: Изд-во МГУ, 1970. 120 с.

808. Психологический толковый словарь. 2010. http://www.slovar.plib.ru/dictionary/search/

809. Пузаченко Ю.Г. Концепция экологического пространства // Теоретические проблемы современной биологии. Пущино: Изд-во НЦ РАН. 1983. С. 24 – 40.

810. Пузаченко Ю.Г. Экологические исследования наземных позвоночных: прошлое, настоящее, будущее // Зоол. журн. 1987. Т. 66. Вып. 11. С. 1615 – 1623.

811. Пузаченко Ю.Г. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия, 2004. 416 с.

812. Пузаченко Ю.Г., Желтухин А.С., Сандлерский Р.Б. Анализ пространственно-временной динамики экологической ниши на примере популяции лесной куницы (*Martes martes*) // Журн. общ. биол. 2010. Т. 71. № 6. С. 467 – 487.

813. Пучковский С.В. Роль человека в формировании коммуникативной системы бурого медведя (*Ursus arctos*) и проблема мониторинга // Экология. 1998. № 5. С. 390 – 395.

814. Пучковский С.В. Экологические и этологические аспекты дендроактивности бурого медведя (Ursus arctos) // Успехи совр. биол. 2005. Т. 125. С. 301 – 315.
815. Пучковский С.В., Буйновская М.С. Ингредиенты биологических сигнальных полей бурого медведя в иерархии природных систем // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова и др. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. С. 167 – 174.
816. Раевский В.В. Жизнь кондо-сосьвинского соболя. М. 1947. 219 с.
817. Ралль Ю.М. Методика определения грызунов и других животных Волжско-Уральской песчаной степи по их следам // Вопр. экологии и биогеоценологии. М.: Биомедгиз, 1935. С. 37 – 73.
818. Рассел Б. Человеческое познание: Его сфера и границы. Киев: Наукова думка, 1997. 207 с.
819. Рационализация методов изучения охотничьих животных / Под ред. С.А. Корытина. Киров, Изд-во ВНИОЗ, 1988. 288 с.
820. Рашевски Н. Модели и математические принципы в биологии // Теоретическая и математическая биология / Пер. с англ. Ю.И. Лашкевича. М.: Мир, 1968. С. 48 – 68.
821. Редько В.Г. Модели адаптивного поведения и проблема происхождения интеллекта // Математическая биология и биоинформатика. 2007. Т. 2. № 1. С. 160 – 180.
822. Резникова Ж.И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. М.: ИКЦ «Академкнига», 2005. 518 с.
823. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. Книга для учителя. М.: Просвещение, 1988. 319 с.
824. Реймерс Н.Ф. Природопользование. М.: Мысль, 1990. 637 с.
825. Реймерс Н.Ф., Яблоков А.В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М.: Наука, 1982. 144 с.
826. Реймов Р.Р. К вопросу изучения сложных форм поведения млекопитающих в природе // Вопр. зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 35 – 37.
827. Рейхани М.Д. Механизмы управления земельными ресурсами, обеспечивающие надежную защиту природы степной зоны // Юг России: экология, развитие. 2010, № 1. С. 162 – 173.
828. Ризниченко Г.Ю. Математические модели в биофизике и экологии. Москва – Ижевск: Ин-т компьютерных исследований. 2003. 184 с.
829. Риклефс Р. Основы общей экологии. М., 1979. 424 с.
830. Рихтер Г.Д., Долгушин Л.Д. Изучение снежного покрова // Справочник путешественника и краеведа. М.: Географгиз, 1950. Т. 2. С. 193 – 199.

831. Робертс Ф. С. Дискретные математические модели с приложениями к социальным, биологическим и экологическим задачам / Под ред. А.И. Теймана. М.: Наука, 1986. 496 с.
832. Роговин К.А., Суров А.В. О конвергенции экологических ниш пустынных грызунов из географически изолированных сообществ Центральной Азии и Северной Америки // Методы исследования в экологии и этологии. Сб. науч. тр. Пущино: Изд-во АН СССР, 1986. С. 200 – 223.
833. Родоман Б.Б. Поляризация ландшафта как средство сохранения биосферы и рекреационных ресурсов // Ресурсы, среда, распределение. М.: Наука, 1974. С. 150 – 162.
834. Рожнов В.В. Эволюционные аспекты маркировки у куньих // V съезд Всесоюзн. териол. о-ва АН СССР. Материалы конф. М.: 1990. Т. 3. С. 58 – 59.
835. Рожнов В.В. Опосредованная коммуникация в социальном поведении мелких хищных млекопитающих (Carniovora: Mustelidae и Viverridae). Автореф. дис. … д-ра биол. наук. М., ИПЭиЭ, 2002. 48 с.
836. Рожнов В.В. Опосредованная коммуникация млекопитающих: о смене парадигмы и новом концептуальном подходе в исследовании маркировочного поведения // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 2. С. 132 – 158.
837. Рожнов В.В. Поведение и поведенческая экология наземных млекопитающих: состояние исследований и актуальные направления их развития // Зоол. журн. 2005. Т. 84, № 10. С. 1239 – 1250.
838. Рожнов В.В. Сохранение редких видов и малочисленных популяций млекопитающих в России: мультидисциплинарный подход // Актуальные проблемы современной териологии. Матер. Всерос. конф. 18 – 20 сент. 2012 г. Новосибирск, 2012. С. 177.
839. Рожнов В.В. Место опосредованной хемокоммуникации в теории биологического сигнального поля Н.П. Наумова // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. С. 16 – 23.
840. Розенберг Г.С. Комплексный анализ урбоэкологических систем (на примере городов Самарской обл.) // Экология. 1993. № 4. С. 13 – 19.
841. Розенберг Г.С. Урбоэкология. Проблемы и конструктивные пути их решения // Природный комплекс большого города. М.: Наука, 2000. С. 16 – 24.
842. Розенберг Г.С. Информационный индекс и разнообразие: Больцман, Котельников, Шеннон, Уивер // Самарская Лука. Проблемы региональной и глобальной экологии. Тольятти, 2010. Т. 19, № 2. С. 4 – 25.
843. Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Костина Н.В., Шитиков В.К., Краснощеков Г.П. О путях достижения устойчивого развития на территории Волжского бассейна // Возрождение Волги: Материалы конференции и круглых столов (16 сентября 2004 г., Тольятти). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2004. С. 4 – 11.

844. Розенберг Г.С., Гелашвили Д.Б., Мозговой Д.П. Информация и экология: некоторые мысли об информационных процессах в экосистемах // Вестн. Волжского ун-та им. В.Н. Татищева. Сер. «Экология». Тольятти: ВУиТ, 2002а. Вып 2. С. 48 – 59.
845. Розенберг Г.С., Краснощеков Г.П., Мозговой Д.П., Никитина Б.А. Программа «Экологическое образование населения Самарской области (1997 – 2000 гг.)» (проект). Самара: Госкомитет по охране окружающей среды Самарской обл. 1996. 33 с.
846. Розенберг Г.С., Краснощёков Г.П., Сульдимиров Г.К. Экологические проблемы города Тольятти (Территориальная комплексная схема окружающей среды). Тольятти, 1995. 222 с.
847. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П. Узловые вопросы современной экологии. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1992. 139 с.
848. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П. Сигнальные поля млекопитающих // Изв. Самарского НЦ РАН. Проблемы современной экологии. Спец. вып. Самара, 2003. Вып. 2. С. 317 – 325.
849. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии. Самара: Изд-во Самарского НЦ РАН, 1999. 396 с.
850. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Смена парадигм в экологии // Зеленый мир. Экология: проблемы и программы. М.: Наука, 2000. № 19 – 20. С. 12 – 13.
851. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Информационные процессы в экосистемах // Проблемы управления и моделирования в сложных системах. Тр. IV Междунар. конф. Самара: Изд-во Самарского НЦ РАН, 2002б. С. 310 – 315.
852. Розенберг Г.С., Рянский Ф.Н., Шустов М.В. Краткий курс современной экологии. Уч. пособие. Ульяновск: УлГТУ, 2002б. 228 с.
853. Розенберг Г.С., Смелянский И.Э. Экологический маятник (смена парадигм в современной экологии) // Журн. общ. биол. 1997. Т. 58. № 4. С. 5 – 19.
854. Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Брусиловский П.М. Экологическое прогнозирование (функциональные предикторы временных рядов). Тольятти: ИЭВБ. 1994. 182 с.
855. Розенберг Г.С., Шитиков В.К., Мозговой Д.П. Экологическая информатика. Самара: Изд-во «Самарский ун-т», 1993. 151 с.
856. Розенберг Г.С., Юнина В.П., Глебова О.В. Город как ландшафтно-техногенная система // Природный комплекс большого города. М.: Наука, 2000. С. 29 – 35.

857. Розенблют А., Винер Н., Бигелоу Дж. Поведение, целенаправленность и телеология // Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. М.: Наука, 1983. С. 297 – 307.
858. Романов В.С., Козло П.Г., Падайга В.И. Охотоведение. Минск: Тесей. 2005. 448 с.
859. Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию. М.: Мир, 1995. 384 с.
860. Рощевский Ю.К. Особенности группового поведения животных. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1978. 99 с.
861. Рощевский Ю.К. Задачи менеджмента национального парка «Самарская Лука» // Самарский край в истории России. Материалы Юбил. науч. конф. (6 – 7 февраля 2001 г.). Самара: СОИКМ, 2001. С. 298 – 301.
862. Рубин А.Б., Пытьева Н.Ф., Ризниченко Г.Ю. Кинетика биологических процессов. М.: Наука, 1987. 330 с.
863. Рубинштейн С.Л. Основы общей психологии. М.: Академия, 1989. 712 с.
864. Рулье К.Ф. Избранные биологические произведения. М.: Изд-во АН СССР. 1954. 688 с.
865. Руковский Н.Н. Особенности зимнего поведения выводка рысей *Lynx lynx* // Поведение млекопитающих. М.: Наука, 1977. С. 179 – 186.
866. Руковский Н.Н. Медвежьи метки. Охота и охотничье хозяйство. 1984. № 4. С. 12 – 13.
867. Руковский Н.Н. К систематизации следов жизнедеятельности животных // IV съезд Всесоюзн. териол. о-ва. Тез. докл. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1986. С. 337.
868. Руковский Н.Н. Некоторые аспекты поведения медведя в Вологодской области // Экология медведей. Новосибирск, 1987. С. 134 – 139.
869. Руковский Н.Н. По следам лесных зверей. М.: Агропромиздат. 1988. 177 с.
870. Руковский Н.Н. Убежища четвероногих. М.: Агропромиздат, 1991. 143 с.
871. Руковский Н.Н. Охота на хищных зверей в России. М.: АСТ, Астрель, 2002а. 181 с.
872. Руковский Н.Н. Охотник-следопыт. М.: ПТП «Эра», ИД Рученькиных. 2002б. 160 с.
873. Руковский Н.Н. Умей читать следы // Охотник. 1998. № 2. С. 9 – 10.
874. Русанов Я.С. Типология лесных охотничьих угодий как основа для их картирования // Совещание по вопросам зоологической картографии. М.: 1963. С. 163 – 165.
875. Рьюз М. Философия биологии. М.: Прогресс, 1977. 317 с.

876. Рысь. Региональные особенности экологии, использования и охраны / Под ред. Е.Н. Матюшкина, М.А. Вайсфельда. М.: Наука, 2003. 524 с.
877. Рябов Л.С. Биология кавказской лесной куницы и ее промысел в горных лесах Краснодарского края // Тр. Кавказского госзаповедника, 1958. Вып. 4. С. 92 – 189.
878. Савин Ю. Информация. http:// timer.narod.ru/inform.html, 2006.
879. Самарский С.Л., Козлова А.З., Вискуненко А.П. Значение лисицы в снижении численности вредных грызунов в Среднем Приднепровье // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 192 – 193.
880. Самойлов Б.Л. Морозова Г.В. Наземные позвоночные животные Москвы. Современное состояние // Животные в городе. Материалы науч.-прак. конф. Москва, 23 – 24 мая 2000 г. М.: Наука, 2000. С. 8 – 12.
881. Сапунов В.Б. Генерализация реакций живых систем // Проблемы анализа биологических систем. – М.: Моск. ун-т, 1983. – С. 120–129.
882. Саранча Д.А. Количественные методы в экологии. Биофизические аспекты и математическое моделирование. М.: МФТИ, 1997. 283 с.
883. Сафронов В.М., Аникин Р.К. Экология соболя, *Martes zibellina* (Carnivora, Mustelidae), в Северо-Восточной Якутии // Зоол. журн. 2000. Т. 79, № 4. С. 471 – 479.
884. Сахаров Д.А. Биологический субстрат генерации поведенческих актов // Журн. общ. биол. 2012. Т. 73. № 5. С. 324 – 348.
885. Свирежев Ю.М., Логофет Д.О. Устойчивость биологических сообществ. М.: Наука, 1978. 350 с.
886. Севастьянов О.Ф. Видоспецифичные механизмы референции // Поведение животных и человека: сходство и различия / Под ред. Е.Н. Панова. Пущино: Изд-во НЦ биол. иссл. АН СССН. 1989. С. 142 – 164.
887. Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во МГУ, 1967. С. 115.
888. Северцов А.Н. Эволюция и психика // Психол. журн. 1982. № 4. С. 149 – 159.
889. Северцов А.С. Отбор на расширение нормы реакции // Журн. общ. биол. 1981. Т. 42. С. 351 – 361.
890. Северцов А.С. Теория эволюции. М.: Владос, 2005.
891. Северцов Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М.: Изд-во АН. 1950. 430 с.
892. Северцов С.А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 314 с.
893. Сегаль А.Н. Очерки экологии и физиологии американской норки. Новосибирск: Наука, 1975. 263 с.

894. Седаш Г.А. Особенности питания американской норки (*Neovizon vizon*) и выдры (*Lutra lutra*) в окрестностях Звенигородской биостанции МГУ // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. IX съезд териол. о-ва при РАН. М.: КМК. 2011. С. 428.

895. Седов А.Е. Метафоры в генетике // Вестн. РАН. Т. 70. № 6, 2000. С. 526 – 534.

896. Седов Е.А. Эволюция и информация. М.: Наука, 1976. 232 с.

897. Селье Г. Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1982. 128 с.

898. Семенков О.И. Информация // Новейший философский словарь / Сост. А.А. Грицанов. Минск: Изд-во В.М.Скакун, 1999. С. 274 – 276.

899. Семенов-Тян-Шанский О.И. Лось на Кольском полуострове // Тр. Лапландского заповедника, 1948. Вып. 2. С. 91 – 162.

900. Семевский Ф.Н., Семенов С.М. Математическое моделирование экологических процессов. Л.: Гидрометеоиздат, 1982. 278 с.

901. Семиотка: Антология / Сост. Ю.С. Степанов. М.: Академический проект. Екатеринбург: Деловая книга. 2001. 702 с.

902. Сеннов С.Н., Ковязин В.Д., Грязькин А.В. Лесоводство. Л.: ЛТА, 1981. 80 с.

903. Серавин Л.Н. Теория информации с точки зрения биолога. Л.: Изд. ЛГУ, 1973. 160 с.

904. Сержанин Ю.И. Лесная куница. Белоруссия // Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. Насимовича А.А. М.: Наука, 1973. С. 155 – 158.

905. Сетон-Томпсон Э. Прерии Арктики. М.: Прогресс, 1987. 304 с.

906. Сетров М.И. Организация биосистем. Методологический очерк принципов организации живых систем. Л.: Наука, 1971. 275 с.

907. Сетров М.И. Организация и эволюция информационных механизмов биосистем // Проблемы взаимосвязи организации и эволюции в биологии. М.: Наука, 1978. С. 173 – 189.

908. Сетров М.И. Основы функциональной теории организации. Л.: Наука, 1972. 164 с.

909. Сеченов И.М. Две заключительные лекции о значении так называемых растительных актов в животной жизни // И.М. Сеченов. Избр. произведения. 1952. М.: Изд. АН СССР. Т. 1. С. 533.

910. Сидоренко Е.В. Методы математической обработки в психологии. СПб.: Речь, 2002. 350 с.

911. Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. Минск: Ураджай, 1995. 191с.

912. Сидорович В.Е. Куньи в Беларуси. Эволюция, биология, демография и биоценотические связи. Минск: Ураджай, 1997. 264 с.

913. Сидорчук Н.В., Рожнов В.В., Маслов М.В. Поселения азиатского барсука *Meles leucurus amurensis* Schrenck, 1858 как элементы биологического сигнального поля других видов млекопитающих // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова и др. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. С. 188 – 198.
914. Симкин Г.Н. Современные проблемы зоосемиотики // Групповое поведение животных. Докл. участников II Всесоюзн. конф. по поведению животных. – М.: Наука. 1976. – С. 334–338.
915. Симкин Г.Н. Структура и динамика стереотипных форм поведения животных. // Вопр. зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 30 – 33.
916. Симонов П.В. Теория отражения и психофизиология эмоций. М.: Наука, 1970. 139 с.
917. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М.: Наука, 1981. 212 с.
918. Симонов П.В. Мотивационный мозг. М.: Наука, 1987. 272 с.
919. Симонов П.В. Лекции о работе головного мозга. Потребностно-информационная теория высшей нервной деятельности. М.: Наука, 2001. 95 с.
920. Системные принципы организации поведения // Физиология. Основы и функциональные системы. Курс лекций / Под ред. К.В. Судакова. М.: Медицина, 2000. С. 537 – 557.
921. Склюев В.В. Исследование состояния популяции лисицы Красноармейского района Самарской области // Изв. Самарского НЦ РАН. 2009а. Т. 11. № 1(4). С. 661 – 665.
922. Склюев В.В. Поведенческие особенности лисицы обыкновенной в районах с высокой антропогенной нагрузкой // Экология, эволюция и систематика животных. Материалы Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. участ. Рязань, 2009б. С. 272 – 273.
923. Склюев В.В. Популяционный анализ лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes)* в биотопах Самарской области разной степени нарушенности // Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Тольятти, 2010. 20 с.
924. Склюев В.В., Владимирова Э.Д. Исследование уровня дискомфорта популяций лисицы обыкновенной *Vulpes vulpes* L. в Самарской области методом знакового поля // Вестник Самарского ун-та. Естественнонауч. сер. 2009. № 6 (72). С. 183 – 190.
925. Склюев В.В., Мозговой Д.П. Особенности поведения и динамика численности лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes*) в Красноармейском районе Самарской области // Вестник СамГУ. Естественнонауч. сер. 2009. № 2 (68). С. 161 – 166.
926. Скопичев В.Г. Поведение животных. Уч. пособие. СПб.: Лань, 2009. 624 с.

927. Скоробов В.Д. Опыт картирования мест норения песцов и песцовых нор в тундрах Архангельской и Тюменской областей // Совещание по вопросам зоологической картографии. М.: 1963. С. 31 – 33.
928. Слоним А.Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М. – Л.: Изд-во АН СССР. 1961. 432 с.
929. Слоним А.Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л.: Наука, 1976. 211 с.
930. Слудский А.А. Взаимопомощь во время охот у хищников различных видов (адъюторизм) // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 8. С. 1203 – 1210.
931. Сметкина Е.А., Цветкова Ю.Н., Халевина А.Н., Хлопотина О.В. Несинхронность популяционной динамики куньих // Териофауна России и сопредельных территорий. Материалы IX съезда териол. о-ва при РАН. М: Тов. науч. изд. КМК, 2011. С. 446.
932. Смирнов В.С. О механизмах, регулирующих численность естественных популяций животных // Экологические основы адаптации животных. Москва: Наука, 1967. С. 13 – 32.
933. Снигиревская Е.М. Новое в методике количественного учета млекопитающих // Природа. 1929. № 2. С. 100 – 102.
934. Соболь, куницы, харза. Размещение запасов, экология, использование и охрана / Под ред. А.А. Насимовича. М.: Наука, 1973. 230 с.
935. Советский энциклопедический словарь / Под ред. А.М. Прохорова. М.: Сов. энциклопедия, 1984. 1600 с.
936. Советов Б.Я., Яковлев С.А. Моделирование систем. М.: Высш. шк., 2001. 343 с.
937. Современная теория эволюции. Телеология. 2014. http://www.avifarm.ru/page.php?id=342
938. Сойфер В.А. Прикладная теория информации. Уч. пособие. Куйбышев: Изд-во КуАИ. 1985. 93 с.
939. Сойфер В.А. Компьютерная обработка изображений // Соросовский образовательный журнал. 1996. № 2. С. 118 – 125.
940. Сойфер В.А. Оптические преобразования. Уч. пособие. Самара: Изд-во СГАУ, 2007. 95 с.
941. Соколов В.Е. Исследование высших позвоночных в биосферных заповедниках // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Тр. I Советско-американского симпозиума. СССР. 15 – 17 мая 1976 г. Л.: Госметеоиздат. 1977. С. 77 – 80.
942. Соколов В.Е. Химическая коммуникация млекопитающих // Успехи современной териологии. М.: Наука, 1977. С. 229 – 254.
943. Соколов В.Е. (ред.). Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. 161 с.

944. Соколов В.Е. Предисловие // Поведение и коммуникации млекопитающих. М.: Наука, 1992. 200 с.
945. Соколов В.Е. Избранные труды. Т. 2. Поведение. Экология. Охрана млекопитающих. М.: Наука, 2003. 320 с.
946. Соколов В.Е., Зинкевич Э.П. Основные задачи исследования химической коммуникации млекопитающих. // Химическая коммуникация животных. Теория и практика / Под ред. В.Е. Соколова. М.: Наука, 1986. С. 212 – 219.
947. Соколов В.Е., Ильенко А.И. Принципы нормирования антропогенных воздействий на популяции позвоночных // Всесторонний анализ окружающей природной среды. Тр. II Советско-американского симпозиума. Гонолулу. 20 – 26 окт. 1975 г. Л.: Госметеоиздат. 1976. С. 76 – 91.
948. Соколов В.Е., Ильичев В.Д. Управление поведением животных // Вестник РАН. 1996. Т. 66. № 12. С. 1091 – 1094.
949. Соколов В.Е., Ильичев В.Д., Емельянова И.А. Млекопитающие и птицы, повреждающие технику и сооружения. М.: Наука, 1990. 240 с.
950. Соколов В.Е., Кузнецов Г.В. Суточные ритмы активности млекопитающих. Цитологические и экологические аспекты. М.: Наука, 1978. 364 с.
951. Соколов В.Е., Ляпунова К.Л., Мешкова Н.В., Суров А.В. Ориентировочно-исследовательское поведение самцов серых крыс *(Rattus norvegicus)* при освоении новой территории // Зоол. журн. 1980. Т. 59. Вып. 5. С. 755 – 761.
952. Соколов В.Е., Моравецкий А.Ф. Реакция соболей *(Martes zibellina)* на обонятельные сигналы особей своего вида в условиях клеточного содержания // Химическая коммуникация животных. М.: Наука, 1986. С. 338 – 348.
953. Соколов В.Е., Приходько В.И. Среда обитания, социальная структура и коммуникация кабарги // Коммуникативные механизмы регулирования популяц. структуры у млекопитающих (Всесоюзн. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 166 – 169.
954. Соколов В.Е., Рожнов В.В. Территориальность, агрессивность и маркировка у куньих (Mustelidae) // Соколов В.Е. Избр. труды. Т. 2. Поведение. Экология. Охрана млекопитающих. М.: Наука, 2003. С. 130 – 229.
955. Соколов В.Е., Рожнов В.В. Территориальность, агрессивность и маркировка у куньих (Mustelidae) // Млекопитающие. Исследования по фауне Советского Союза. М.: Моск. ун-т, 1979. С. 163 – 214.
956. Соколов В.Е., Рожнов В.В., Фалин И.В. Химическая коммуникация черного хоря в период роста молодых // Химическая коммуникация животных. Теория и практика. М.: Наука, 1986. С. 348 – 357.
957. Соколов В.Е., Чернова О.Ф. Кожные железы млекопитающих. М.: Геос, 2001. 648 с.

958. Соколов В., Шубкина А., Букварева Е. Собаки мира / Под ред. А.С. Северцова. М.: Астрель – АСТ, 2001. 608 с.
959. Соколов Г.Е. Внутрипопуляционные различия трофических связей у соболя // Экология питания лесных животных / Под ред. Д.В. Владышевского. Новосибирск: Наука, 1978. С. 50 – 58.
960. Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М.: Наука, 1981. 140 с.
961. Соколов Е.Н. Перцептивный, мнемический и семантический уровни субъективного отображения // Ж. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. Вып. 2. С. 228 – 231.
962. Соколов Е.Н. Проблема гештальта в нейробиологии // Ж. высш. нервн. деят. 1996. Т. 46. Вып. 2. С. 229 – 240.
963. Соколов Е.Н. Психофизиология научения: курс лекций. М.: Наука, 1997. 249 с.
964. Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс. Новый взгляд. М.: УМК «Психология». 2003. 287 с.
965. Соколов Е.Н., Незлина Н.И. Вызванный потенциал как мера перцептивных и семантических различий // Журнал высшей нервной деятельности. 2006. Т. 56. № 5. С. 165 – 174.
966. Сокольский С.М. Лесная куница // Млекопитающие Печоро-Илычского заповедника. Сыктывкар: Коми книжн. изд-во. 2004. С. 341 – 349.
967. Соловьев А.И. Биота и климат в XX столетии. Региональная экология. М.: Пасьва. 2005. – 288 с.
968. Соломатин А.О. Хищники-норники в Усманском бору // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. М.: Наука, 1979. С. 195 – 196.
969. Соломин И.Н. Замечания об оценках средней длины суточного наследа // Зимний маршрутный учёт охотничьих животных. Сб. науч. тр. УНИЛ Главохоты РСФСР. М.: Изд-во ГУОХ и заповедников, 1981. С. 189 – 193.
970. Соломин И.Н. Сравнение результатов глазомерного и зимнего маршрутного учета зверей для Европейско-Уральской части России // Соврем. проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Материалы Международн. науч.-практ. конф., посвящ. 80-летию ВНИИОЗ. Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 2002. С. 383 – 385.
971. Соломин Н.Н. Зимнее питание лисицы среднего течения р. Вятки // Экологические основы охраны и рационального использования хищных млекопитающих. Материалы Всесоюзн. совещ. М.: Наука, 1979. С. 194 – 195.
972. Солянов А.А. Флора Пензенской области. Пенза: Изд-во Пензенского гос. ун-та. 2001. 310 с.
973. Соссюр Ф. Курс общей лингвистики // Соссюр Ф. Труды по языкознанию. М.: Прогресс, 1977. 235 с.

974. Состояние охотничьих ресурсов в Российской Федерации в 2008 – 2010 г. Информационно-аналитические материалы // Охотничьи животные России (биология, охрана, ресурсоведение, рациональное использование). Вып. 9. / Под ред. Н.В. Ломановой. М.: Физическая культура. 2011. 219 с.
975. Сочава В.Б. Биотика ландшафта и пути ее картографирования // Совещание по вопросам зоологической картографии. М.: 1963. С. 113 – 116.
976. Сочава В.Б. Введение в учение о геосистемах. Новосибирск: Наука, 1978. 319 с.
977. Степанов Ю.С. Структура современной семиотики и ее основные понятия // Язык как знаковая система особого рода. Материалы конф. М.: Наука, 1967. С. 2 – 78.
978. Степанов Ю. С. Семиотика. М.: Наука, 1971. 166 с.
979. Степанов Ю.С. Программы и учебный план. Семиотика. 1999. fsc2.philol.msu.ru/data/programs/otipl.pdf
980. Стивенс С.С. Математика, измерение и психофизика // Экспериментальная психология / Под ред. С.С. Стивенса. Предисл. П.К. Анохина, В.А. Артемова. М.: Изд-во иностр. лит. 1960. С. 19 – 98.
981. Структура и функции лесов Европейской России / Под ред. И.А. Уткина. М.: Тов. научн. изд КМК. 2009. 389 с.
982. Ступишин А.В. Равнинный карст и закономерности его развития на примере Среднего Поволжья. Казань: Изд-во КГУ, 1967. 292 с.
983. Суворов А. Метод повышения точности зимнего маршрутного учета // Российская охотничья газета, 2011. № 868 от 16 марта 2011 г.
984. Суворов Н.Ф., Таирова О.П. Психофизиологические механизмы избирательного внимания. Л.: Наука, 1985. 287 с.
985. Судаков К.В. Доминирующая мотивация и ее место в центральной архитектуре функциональной системы // Принципы системной организации функций. М.: Наука, 1973. С. 74.
986. Судаков К.В. Доминирующая мотивация как ведущий компонент функциональной системы в мобилизации приобретенных навыков // Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978. С. 171 – 194.
987. Судаков К.В. Динамические стереотипы, или информационные отпечатки действительности. М.: PerSe, 2002. 128 с.
988. Судаков К.В., Умрюхин, П.Е. Системные основы эмоционального стресса. М.: ГЭОТАР-Медиа. 2010. 112 с.
989. Султанов Б.В., Семенов Д., Клюев А. Теория информации. http://www.msclub.ce.cctpu.edu.ru/bibl/TI/Index.html , 2005.
990. Суров А.В. Обонятельные сигналы в половом поведении млекопитающих. Дисс. … д-ра биол. наук. М., 2006. 239 с.
991. Тамар Г. Основы сенсорной физиологии. М.: Мир, 1976. 520 с.

992. Тарасов А.О. Растительность, зоны, геоботанические районы // Вопр. биогеографии Среднего и Нижнего Поволжья. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1968. С. 7 – 56.
993. Тарасов А.О. Итоги и перспективы изучения флоры Нижнего Поволжья // Состояние и перспективы исследования флоры Средней полосы европейской части СССР. М.: МОИП, 1984. С. 59 – 60.
994. Тарасов П.П. Внутривидовые отношения у соболя и горностая // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64 (6). С. 37 – 43.
995. Тарко А.М., Усатюк В.В. Прогнозирование реакции биосферы на антропогенное изменение характеристик глобального цикла углеровда // Математическое моделирование в экологии «ЭкоМатМод–2013». Материалы 3-й научн. конф. с междун. участ. Пущино, 2013. С. 115 – 117.
996. Татров А.С. Философские аспекты анализа категории «информация». Новая концепция // Вестник Владикавказского НЦ РАН. Т. 6. № 1. 2006. С. 53 – 55.
997. Тахтаджян А.Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования. Ежегодник – 1971. М.: Наука, 1972. С. 200 – 277.
998. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с.
999. Твердохлебов В.А. Классификация конечных автоматов и информационные технологии в техническом диагностировании // Высокие технологии – путь к прогрессу. Сб. статей Саратовского НЦ РАН. Саратов: Науч. кн. 2003. С. 93 – 97.
1000. Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Прогресс, 1987. С. 15.
1001. Темброк Г. Коммуникация у млекопитающих // Успехи совр. териологии. М.: Наука, 1977. С. 255 – 277.
1002. Теплов В.П. О значении хищных млекопитающих в разных ландшафтах // Вопр. экологии, Т. 2. Киев, 1957. С. 60 – 65.
1003. Теплов В.П. Динамика численности и годовые изменения в экологии промысловых животных печорской тайги // Тр. Печоро-Илычского заповедника. Вып. VIII. 1960. С. 3 – 176.
1004. Теплова Е.Н., Теплов В.П. Значение снежного покрова в экологии млекопитающих и птиц Печеро-Илычского заповедника // Тр. Печеро-Илычского заповедн., 1947. Вып. 5. – С. 181 – 234.
1005. Терновская Ю.Г. Онтогенез оборонительного поведения куницеобразных в условиях эксперимента // Экологические и эволюционные аспекты поведения животных / Под ред. Б.П. Мантейфеля. М.: Наука, 1974. С. 109 – 119.
1006. Терновский Д.В. Биология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.
1007. Терновский Д.В., Терновская Ю. Г. Экология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1994. 223 с.

1008. Тимофеев В.Е. Вопросы развития растительности речных долин бассейна Средней Волги // Ученые записки Куйб. пединститута. Куйбышев, 1970. Вып. 73. С. 49 – 87.
1009. Тимофеев В.Е., Матвеев В.И., Калинина А.А. О характере изменений растительного покрова поймы Волги под влиянием Саратовского водохранилища // Вопр. морфологии и динамики растительного покрова. Науч. тр. Куйбыш. пединститута. Вып. 4. Куйбышев, 1974. Т. 134. С. 26 – 44.
1010. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
1011. Тинберген Н. Поведение животных. М.: Мир, 1985. 192 с.
1012. Тинберген Н. Социальное поведение животных. М.: Мир, 1993. 152 с.
1013. Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука. 2005. 309 с.
1014. Толмен Э. Когнитивные карты у крыс и человека // Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии. М.: Просвещение, 1997. С. 172 – 184.
1015. Тондл Л. Проблемы семантики. М.: Прогресс, 1975. 484 с.
1016. Топоров В.Н. Пространство и текст // Текст: семантика и структура. М.: Наука, 1983. С. 227 – 284.
1017. Торндайк Э. Принципы обучения, основанные на психологии. М.: Работник просвещения, 1926. С. 5 – 23.
1018. Трусов П.В., Ашихмин В.Н., Гитман М.Б., Келлер И.Э., Наймарк О.Б., Столбов В.Ю., Фрик П.Г. Введение в математическое моделирование / Под. ред. П.В. Трусова. М.: Универс. книга, 2007. 440 с.
1019. Трут Л.Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск: Наука, 1978. 256 с.
1020. Туркин Н.В. Общий статистический обзор охотничьих и промысловых зверей России // Туркин Н.В., Сатунин К.А. Звери России. Т. 1. № 1. М.: Типогр. Кушнерева. 1902. С. 3 – 44.
1021. Тутабабин В.Н., Барабашева Ю.М., Григорян А.А., Девяткова Г.Н., Угер Е.Г. Математическое моделирование в экологии. Историко-методологический анализ. М.: Языки русской культуры, 1999. 208 с.
1022. Уайтхед А. Избранные работы по философии / Под ред. М.А. Кисселя. М.: Прогресс. 1990. 718 с.
1023. Уемов А.И. Системный подход и общая теория систем. М.: Мысль, 1978. 212 с.
1024. Узнадзе Д.Н. Общая психология. М.: Смысл, 2004. 417 с.
1025. Уильямсон Г. Выдра по имени Тарка. Ее радостная жизнь и ее смерть в долине двух рек. М.: Мир, 1979. 199 с.
1026. Уитроу Дж. Естественная философия времени. – М.: Прогресс, 1964. – 417 с.

1027. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 328 с.
1028. Уиттекер Р. Эволюция и измерение видового разнообразия // Антология экологии / Сост. и коммент. Розенберга Г.С. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2004. С. 297 – 330.
1029. Уланская Ю.В., Уланский, Е.А. Выбор объекта в биоиндикационном исследовании // Актуальные проблемы природопользования. Вып. 12. М.: ИПЦ «Луч», 2010. С. 186 – 188.
1030. Уленгов Р. А. Антропогенная преобразованность геосистем Республики Татарстан и современная геоэкологическая ситуация: на примере авифауны. Дисс. ... канд. геогр. наук: 25.00.36. Казань, 2008. 161 с.
1031. Украинцев Б.С. Самоуправляемые системы и причинность. М.: Мысль, 1972. 254 с.
1032. Умрюхин Е.А. О некоторых следствиях из теории функциональной системы // Теория функциональных систем в психологии и физиологии. М.: Наука, 1978. С. 358 – 367.
1033. Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции // На пути к теоретической биологии. 1. Пролегомены. М.: Мир, 1970. С. 11 – 38.
1034. Уотсон Дж. Бихевиоризм // Хрестоматия по истории психологии / Под ред. П.Я. Гальперина. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 34 – 44.
1035. Уранов А.А. Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. Л.: Наука, 1965. С. 252.
1036. Урманцев Ю.А. Общая теория систем: состояния, приложения и перспективы развития // Система. Симметрия. Гармония / Под ред. В.С. Тюхтина, Ю.А. Урманцева. М.: Мысль, 1988. С. 38 – 130.
1037. Урсул А.Д. Информация. Методологические аспекты. М.: Наука, 1971. 295 с.
1038. Урсул А.Д. Отражение и информация. М.: Мысль, 1973. 231 с.
1039. Урсул А.Д. Проблема информации в современной науке. Философские очерки. М.: Наука. 1975. 288 с.
1040. Урываев Ю.В. Гармония живой регуляции. М.: Советская Россия, 1975. 222 с.
1041. Устинова А.А. Охрана лесов – важнейшее условие сохранения биоразнообразия в Самарской области // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий. Материалы междун. конф. Оренбург: Газпромпечать. 2001. С. 128 – 129.
1042. Устинова А.А., Ильина Н.С., Бирюкова Е.Г., Симонова Н.И. Объекты природного наследия Самарской Луки и прилежащей территории // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия. Материалы к докл. «Состояние природного и культурного наследия самарской Луки». Тольятти: ИЭВБ РАН, ОСНП «Парквей», 1999. С. 224 – 234.

1043. Устинова А.А., Ильина Н.С., Саксонов С.В., Симонова Н.И. Ботанические памятники природы Самарской области и их роль в сохранении ботанического разнообразия // Биологическое разнообразие заповедных территорий: оценка, охрана, мониторинг. М. – Самара, 1999. С. 112 – 121.
1044. Ушаков В.А. Материалы по численности мелких наземых позвоночных в прибрежной полосе Куйбышевского водохранилища за 1975 – 1979 гг. // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1983. № 6. С. 21 – 25.
1045. Ушков С.Л. Промысловая фауна Ильменского заповедника // Тр. Ильменского заповедника. 1947. Вып. Ш. С. 24 – 47.
1046. Фабри К.Э. Изучение онтогенеза поведения животных: достижения и перспективы // Механизмы поведения. Материалы Ш Всесоюз. конф. по поведению. Т.1. М.: Наука, 1983. С. 106 – 107.
1047. Фабри К.Э. О зоопсихологическом, этологическом и сравнительно-психологическом подходах к изучению поведения животных // Вопр. зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 3 – 8.
1048. Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1993. 335 с.
1049. Файвишевский В.А. Биологически обусловленные бессознательные мотивации в структуре личности // Бессознательное. Многообразие видения. Новочеркасск: Сагуна, 1994. С. 127 – 148.
1050. Фалин И.В. Напряженность сигнального биологического поля как показатель плотности заселения территории животными // Экологические исследования в Среднем Поволжье. Куйбышев: Изд-во КГУ, 1986. С. 11 – 15.
1051. Федоров В.Д. Устойчивость экологических систем и ее измерение // Изв. АН СССР. Сер. биолог. 1974. № 3. С. 35.
1052. Физиология. Основы и функциональные системы. Курс лекций / Под ред. К.В. Судакова. М.: Медицина, 2000. 784 с.
1053. Филиппова Г.Г. Зоопсихология и сравнительная психология. М.: ACADEMIA, 2004. 544 с.
1054. Филипьечев А.О. Эколого-фаунистическая характеристика хищных млекопитающих семейства куньи (CARNIVORA, MUSTELIDAE) севера Нижнего Поволжья. Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Саратов, 2006. 23 с.
1055. Филипьечев А.О. Изменение суточной активности околоводных куньих в разные сезоны года // Териофауна России и сопредельных территорий. Междунар. совещ. Материалы IX съезда териол. о-ва при РАН. М.: Тов. науч. иизд. КМК. 2011. С. 500.
1056. Флейшман Б.С. Основы системологии. М.: Радио и связь, 1982. 368 с.
1057. Флинт В.Е., Беме Р.Л., Костин Ю.В., Кузнецов А.А. Птицы СССР. М.: Мысль, 1968. 638 с.
1058. Флинт В.Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М.: Наука, 1977. 183 с.

1059. Фогель Л., Оуэнс А., Уолш М. Искусственный интеллект и эволюционное моделирование. М.: Мир, 1969. 210 с.
1060. Фокина М.Е. Коммуникативное поведение лисицы обыкновенной и енотовидной собаки на территории национального парка «Самарская Лука» // Вестн. Самарского ун-та. Естественнонауч. вып. Самара: Самарский ун-т, 2006а. № 6 (46). С. 274 – 279.
1061. Фокина М.Е. Анализ информационно-знаковых полей енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) и лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) (на примере национального парка «Самарская Лука»). Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Тольятти, 2006а. 20 с.
1062. Фокина М.Е. Характеристика, динамика и особенности поведенческих реакций псовых в зимний период на территории Самарской Луки (на примере енотовидной собаки) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2009а. Т. 18. № 3. С. 146 – 152.
1063. Фокина М.Е. Анализ информационной среды обитания енотовидной собаки (*Nyctereutes procyonoides* Gray) и лисицы обыкновенной (*Vulpes vulpes* L.) // Известия Самарского НЦ РАН. 2009б. Т. 11. № 1 (4). С. 666 – 670.
1064. Формозов А.Н. Формула для количественного учёта млекопитающих по следам // Зоол. журн. 1932. Т. 11. С. 66 – 69.
1065. Формозов А.Н. Об освоении фауны наземных позвоночных и вопросах ее реконструкции // Зоол. журн. 1937. Т. 16. Вып. 3. С. 407 – 442.
1066. Формозов А.Н. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР. М.: Изд-во МОИП. 1946. 153 с.
1067. Формозов А.Н. Предисловие редакции // Северцов Н.А. Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии. М., 1950. С. 3 – 12.
1068. Формозов А.Н. Спутник следопыта. М.: Изд-во МП РСФСР, 1959. 317 с.
1069. Формозов А.Н. Звери, птицы и их взаимосвязи со средой обитания. М.: Наука, 1976. 310 с.
1070. Формозов А.Н. Спутник следопыта. М.: Моск. ун-т, 1990. 314 с.
1071. Франчески Ю.И. Снегоходный транспорт и поведение животных // Поведение охотничьих животных. Сб. науч. тр. Киров: Изд-во ВНИИОЗ, 1988. С. 93 – 97.
1072. Фридман В.С., Еремкин Г.С., Захарова-Кубарева Н.Ю. Специализированные городские популяции птиц: форма и механизмы устойчивости в урбосреде. Сообщение 1. Урбанизация как переход популяционной системы вида в состояние наибольшей устойчивости в нестабильной, изменчивой и гетерогенной среде // Беркут. 2006. Т. 15. Вып. 1 – 2. С. 1 – 54.
1073. Фридман В.С., Еремкин Г.С., Захарова-Кубарева Н.Ю. Урбанизация «диких» видов птиц, трансформация популяционных систем или адаптация особей? // Ж. общ. биол. 2008. Т. 69. № 3. С. 207 – 219.

1074. Фролов Ю.П. Жизненные стимулы биосистем // Вестн. Самарского госун-та. Естественнонаучн. сер. 2009. № 2 (68). С. 167 – 179.

1075. Фуко М. Слова и вещи. Археология гуманитарных наук. СПб.: A-cad. 1994. 407 с.

1076. Функциональные модели биологических систем. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1972. 150 с.

1077. Фурсова П.В., Левич А.П. Математическое моделирование в экологии сообществ // Проблемы окружающей среды, ВИНИТИ (обзорная информация). М. 2002. № 9. 50 с.

1078. Хагундокова А.М. Особенности биотопической приуроченности лесной и каменной куниц на Западном Кавказе // IIХ съезд териол. о-ва. Материалы Междунар. совещ. 6 – 7 февраля 2003 г., Москва. М.: Изд-во РАН, 2003. С. 371 – 380.

1079. Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир, 1975. 855 с.

1080. Хакен Г. Информация и самоорганизация. М.: Мир, 2003. 320 с.

1081. Ханин М.А., Дорфман Н.А., Кухарев И.Б., Левадный В.Г. Экстремальные принципы в биологии и физиологии. М.: Наука, 1978. 256 с.

1082. Хански И. Ускользающий мир. Экологические последствия утраты местообитаний. М.: Изд-во КМК, 2010. 340 с.

1083. Харди Р. Гомеостаз. М.: Мир. 1986. 81 с.

1084. Харкевич А.А. О ценности информации // Проблемы кибернетики. 1960. Вып. 4. С. 53 – 57.

1085. Харченко Н.Н. Влияние возраста древостоя и его полноты на распределение нор лисицы в лесных биогеоценозах Центрального Черноземья // Лесные проблемы Центрального Черноземья и Северного Кавказа. Тез. докл. науч. конф. ВГЛТА. Воронеж, 10 – 11 ноября 1998. Воронеж, 2000. С. 32 – 33.

1086. Харченко Н.Н. Влияние особенностей и деталей микрорельефа на расположение лисьих нор в различных биогеоценозах Центрального Черноземья // Экология ЦЧО РФ. 1999а. № 1. С. 16 – 18.

1087. Харченко Н.Н. Экология и биоценотическая роль лисицы обыкновенной в экосистемах Центрального Черноземья. Воронеж: Изд-во ВГПУ. 1999б. 183 с.

1088. Химическая коммуникация животных. Теория и практика / Под ред. В.Е. Соколова. М.: Наука, 1986. 432 с.

1089. Холина М.Г. Почвы // Природа Куйбышевской области / Сост. М.С. Горелов, В.И. Матвеев, А.А. Устинова. Куйбышев: Куйб. кн. изд-во, 1990. С. 76 – 100.

1090. Хорн Г. Память, импринтинг, мозг. М.: Мир, 1988. 343 с.

1091. Хофман И. Активная память. М.: Прогресс, 1986. 310 с.

1092. Хрестоматия по зоопсихологии и сравнительной психологии / Под ред. Н.Н. Мешковой, Е.Ю. Федорович. М.: РПО, 1997. С. 172 – 184.
1093. Хрестоматия по истории психологии. Период открытого кризиса / Под ред. П.Я. Гальперина, А.Н. Ждан. М.: Изд-во МГУ, 1980. 302 с.
1094. Царев С.А. Коммуникативное и территориальное поведение кабана // Коммуникативные механизмы регулирования популяционной структуры у млекопитающих (Всесоюз. совещ.) / Под ред. В.Е. Соколова. М: Изд-во ВТО АН СССР, 1988. С. 182 – 185.
1095. Цветкова Ю.Н., Сенина Д.А., Поддубная Н.Я., Колобова О.С. Использование экскрементов куньих как формы внутри- и межвидовой информации // Биологическое сигнальное поле млекопитающих / Под ред. А.А. Никольского, В.В. Рожнова и др. М.: Тов. науч. изд. КМК. 2013. С. 207 – 210.
1096. Целенаправленное поведение // Большая Энциклопедия Нефти и Газа. 2014. www.ngpedia.ru/id265227p4.html
1097. Цетлин М.Л. Конечные автоматы и моделирование простейших форм поведения // Успехи математических наук. 1963. Т. XVIII. Вып. 4 (112). С. 3 – 28.
1098. Цетлин М.Л. Исследования по теории автоматов и моделированию биологических систем. М.: Наука, 1969. 316 с.
1099. Цибуляк Т.П. Использование территории лисицами // Материалы IV съезда Всесоюзн. териол. о-ва (Москва, 27 – 31 янв. 1986 г.). Тез. докл. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1986. С. 371 – 372.
1100. Чащухин В.А. Человек и охотничьи животные: изменения среды обитания. Киров: ВНИИОЗ, Россельхозакадемия. 2010. 142 с.
1101. Челинцев Н.Г. Математические основы учета животных. М.: Изд-во ГУ «Центрохотоконтроль», 2000. 431 с.
1102. Чернавский Д.С. Синергетика и информация. М.: Наука, 2001. 242 с.
1103. Черниговская Т.В. Зеркальный мозг, концепты и язык: цена антропогенеза // Российск. физиол. журн. им. Сеченова. 2006. Т. 92, № 1. С. 84 – 99.
1104. Черникин Е. Росомаха в Прибайкалье // Охота и охотничье хозяйство. 1970. № 7. С. 20 – 21.
1105. Черникин Е.М. Экология соболя (*Martes zibellina* L., 1758) в Баргузинском заповеднике. Улан-Удэ, 2006. С. 104 – 115.
1106. Чернова Н.М., Былова А.М. Общая экология. М.: Дрофа, 2004. 416 с.
1107. Черноусова Н.Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 1. Динамика видового состава и численности грызунов // Экология. 2001. № 2. С. 137 – 142.
1108. Черноусова Н.Ф. Особенности динамики сообществ мышевидных грызунов под влиянием урбанизации. 2. Воспроизводство численности // Экология. 2002. № 1. С. 27 – 32.

1109. Черных В.Л., Петухов Н.В., Денисов С.А., Чернякевич Л.М., Мочаева Т.В. и др. Лесной план Самарской области. Документ Лесного хозяйства Самарской обл. Самара, 2010. 389 с.
1110. Чертов О.Г., Комаров А.С., Шанин В.Н. Методические рекомендации по применению системы моделей EFIMOD http://www.ecomodelling.ru/index.php/ru/models (дата обращения: 06.03. 2013).
1111. Черч А. Введение в математическую логику. Т. 1 / Пер. с англ. В.С. Чернявского. М.: Наука, 1960. 235 с.
1112. Чилингарян Л.И., Григорьян Г.А. Значение баланса мотивации для выбора поведения собак в условиях неопределенности среды // Журн. высш. нервн. деят. им. И.П. Павлова. 2007. Т. 57. № 3. С. 303 – 312.
1113. Чиркова А.Ф. Кольцевание лисиц // Труды ВНИО. Вып. 14. М., 1955. С. 191 – 196.
1114. Чиркова А. Обыкновенная лисица // Охота и охотничье хозяйство, № 7, 1967а. С. 14 – 16.
1115. Чиркова А.Ф. Красная лиса // Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. М.: Высшая школа, 1967б. Т. 2. Ч. 1. Морские коровы и хищные. С. 343 – 383.
1116. Численко Л.Л. О размерной структуре мировой фауны млекопитаюищх // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 74. № 1. С. 5 – 12.
1117. Чораян О.Г. Информационные процессы в биологических системах / Под ред. А.Б. Когана. Ростов-на Дону: Изд-во РГУ, 1981. 152 с.
1118. Шадрина Е.Г. Реакция мелких млекопитающих на пессимизацию среды обитания (природного и антропогенного характера) // Биологические системы: устойчивость, принципы и механизмы функционирования. Сб. материалов IV Всеросс. конф. 26 – 29 марта 2012 г. Ч. 2. Нижний Тагил, 2012г. С. 269 – 274.
1119. Шамис А.Л. Модели поведения, восприятия и мышления. М.: Изд-во Интернет-ун-та информ. технологий. 2010. 232 с.
1120. Шварц Е.А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы. М.: Изд-во КМК. 2004. 112 с.
1121. Шварц С.С. О возрастной структуре популяций млекопитающих // Тр. Уральск. отд. МОИП. Вып. 2. Свердловск, 1959. С. 3 – 22.
1122. Шварц С.С. Внутривидовая изменчивость и методы ее изучения // Зоол. журнал. 1963. Т. 42. Вып. 3.
1123. Шварц С.С. Общие закономерности, определяющие роль животных в биогеоценозах // Журн. общ. биол. 1967а. Т 28. № 5. С. 510 – 522.
1124. Шварц С.С. Популяционная структура вида // Зоол. журн. 1967б. Т. 46. № 10. С. 1456 – 1468.
1125. Шварц С.С. О путях внедрения экспериментальных методов исследования в экологию животных // Экологические основы адаптации животных. М.: Наука, 1967в. С. 5 – 12.

1126. Шварц С.С. Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных, 1969. Т. 65. 199 с.
1127. Шварц С.С. Популяционная структура биогеоценоза // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1971. № 4. С. 485 – 493.
1128. Шварц С.С. Популяция – элементарный объект охотничьего хозяйства // Охота и охот. хоз-во. 1974. № 10. С. 16 – 17.
1129. Шварц С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вестн. АН СССР. 1976а. № 2. С. 67 – 68.
1130. Шварц С.С. Экология человека: новые подходы к проблеме «человек и природа» // Будущее науки. М. 1976б. Вып. 9. С. 9 – 11.
1131. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
1132. Швырков В.Б. Теория функциональных систем в психофизиологии // Теория функциональных систем в психологии и физиологии. М.: Наука, 1978. С. 11– 46.
1133. Шенброт Г.И. Экологическая ниша: методы изучения // Методы исследования в экологии и этологии. Пущино: Изд-во НЦБИ АН СССР. 1986. С. 76 – 94
1134. Шемятихина Г.Б. Мышевидные грызуны на территории Ульяновской области (динамика численности, соотношение видов в сообществе, роль в передаче природно-очаговых инфекций). Автореф. дисс. … канд. биол. наук. Ульяновск, 2012. 20 с.
1135. Шенброт Г.И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Сер. Зоология позвоночных. М.: ВИНИТИ, 1986. С. 5 – 70.
1136. Шеннон К. Математическая теория связи // К. Шеннон. Работы по теории информации и кибернетике. М.: Иностр. лит. 1963а. С. 243 – 332.
1137. Шеннон К. Работы по теории информации и кибернетике. М.: ИЛ, 1963б. 829 с.
1138. Шепелева В.К. Очерки функциональных свойств анализаторов диких млекопитающих / Под ред. Э.Г. Вацуро. Новосибирск: Наука, 1971. 139 с.
1139. Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы. Л.: Наука, 1966. С. 26.
1140. Шилов И.А. Практикум по экологии наземных позвоночных животных. М.: Высш. школа, 1961. 147 с.
1141. Шилов И.А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977. 264 с.
1142. Шилов И.А. Популяционный гомеостаз у животных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 23 – 32.
1143. Шилов И.А. Стресс как экологическое явление // Зоол. журн. 1984. Т. 63. № 6. С. 805 – 812.

1144. Шилов И.А. Принципы внутренней организации и биологическая роль пространственно-этологической структуры // Структура популяций у млекопитающих. Вопр. териологии. М.: Наука, 1991. С. 5 – 20.
1145. Шилов И.А. Экология. М.: Высшая школа, 1997. 512 с.
1146. Шилова С.А. Популяционная организация млекопитающих в условиях антропогенного воздействия // Усп. соврем. биол. 1999. № 5. С. 487 – 503.
1147. Шиляева Л.М. Прогноз изменения ресурсов пушных зверей до 1990 г. // Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания. Киров, 1980, Т. 2. С. 9 – 38.
1148. Шитиков В.К. Интеллектуальные технологии структурного анализа экологических систем. Дисс. в форме научн. докл. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук по спец. 03.00.16 – экология. Тольятти, 2006. 77 с.
1149. Шиффман Х.Р. Ощущение и восприятие. СПб.: Питер, 2003. 928 с.
1150. Шкорбатов Г.Л. Основные черты адаптации биологических систем // Журнал общей биологии. 1971. Т. 32. № 2. С. 131 – 146.
1151. Шкорбатов Г.Л. К построению общей теории адаптации // Журнал общей биологии. 1982. Т. 43. № 6. С. 775 – 787.
1152. Шлезингер М., Главач В. Десять лекций по статистическому и структурному распознаванию. Киев: Наукова думка. 2004. 545 с.
1153. Шляхтин Г.В., Беляченко А.В., Завьялов Е.В., Сонин К.А., Семихатова С.Н., Филипьечев А.О., Якушев Н.Н., Табачишин В.Г., Мосолова Е.Ю. Животный мир Саратовской области. Кн. 3. Млекопитающие. Уч. пособие. Саратов. Изд-во СГУ. 2005. 132 с.
1154. Шмальгаузен И.И. Естественный отбор и информация // Известия АН СССР. 1960. Сер. Биол. № 1. С. 19 – 38.
1155. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 223 с.
1156. Шмидт-Ниельсен К. Размеры животных: почему они важны? М.: Мир, 1987. 259 с.
1157. Шовен Р. Поведение животных. М.: КД «Либроком». 2009. 487 с.
1158. Шоломицкий А.Г. Теория риска. Выбор при неопределенности и моделирование риска. М.: Изд. Дом ГУ ВШЭ. 2005. 399 с.
1159. Шоломов Л.А. Логические методы исследования дискретных моделей выбора. М.: Наука. Гл. ред. физ.-мат. лит. 1989. 288 с.
1160. Штейнбух К. Автомат и человек. Кибернетические факты и гипотезы / Под ред. В.И. Мудрова. М.: Сов. Радио, 1967. 496 с.
1161. Шубин И.Г. Поведение соболя в Западной Сибири // Вопросы зоопсихологии, этологии и сравнительной психологии. Сб. статей / Под ред. К.Э. Фабри. М.: Изд-во МГУ, 1978. С. 105 – 106.
1162. Шуйская Т.В., Владимирова Э.Д., Мозговой Д.П. Регрессия пригородных биотопов г. Самары за последнее десятилетие // Экология – 2007.

Материалы Междунар. молодежн. конф. (18 – 21 июня 2007 г.) / Под ред. Ф.Н. Юдахина. Архангельск: ИЭПС УР РАН, 2007. С. 286 – 288.
1163. Эко У. Отсутствующая структура. Введение в семиологию. СПб: SYMPOZIUM, 2004. 544 с.
1164. Экологическая ситуация в Самарской области: состояние и прогноз / Под ред. Г.С. Розенберга и В.Г. Беспалого. Тольятти, 1994. 326 с.
1165. Экологический аспект // Положение о территориальном планировании Самарской области. ГУ ПИ «ТеррНИИгражданпроект». Самара, 2006. 41 с.
1166. Эколого-географические проблемы регионов России: материалы Ш всерос. науч.-практ. конф. с междун. участ., посвящ. 75-летию каф. географии ПГСГАб 16 янвю 2012 г. / Под ред. Л.Ф. Ляховской и др. Самара, 2012. 500 с.
1167. Элтон Ч. Экология животных. Л.: Биомедгиз, 1934. 83 с.
1168. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. М.: Иностр. лит., 1960. 230 с.
1169. Эльконин Д.Б. Детская психология. М., 1968.
1170. Эрман Л., Парсонс П.А. Генетика поведения и эволюция. М.: Мир, 1984. 568 с.
1171. Эрнандес-Бланко Х.А., Поярков А.Д., Крутова В.И. Организация семейной группы волков *(Canis lupus lupus)* в Воронежском биосферном заповеднике // Зоол. журн. 2005, Т. 84, № 1. С. 80 – 93.
1172. Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М.: Иностр. лит-ра, 1959. 432 с.
1173. Эшби У. Конструкция мозга. Происхождение адаптивного поведения / Под ред. П.К. Анохина, В.А. Шидловского. М.: Мир, 1964. 412 с.
1174. Юдин В.Г. Лисица Дальнего Востока СССР. Владивосток, 1986. 284 с.
1175. Юргенсон П.Б. Ласка. М.: Внешторгиздат, 1932. 28 с.
1176. Юргенсон П. Б. К методике бонитировки угодий для пушных зверей из семейства Mustelidae // Зоол. журн. 1934. Т. 13. Вып. 2. С. 117 – 127.
1177. Юргенсон П.Б. Типология стаций лесной куницы. // Вопросы экологии и биогеоценологии. Л.: Медгиз, 1939. С. 142 – 173.
1178. Юргенсон П.Б. О половом диморфизме в питании как экологической адаптации вида // Бюл. МОИП. Отдел биол. 1947, Т. 52. Вып. 6. С. 33 – 35.
1179. Юргенсон П.Б. Очерки по сравнительному изучению соболя и куницы // Сб. материалов по результатам изучения млекопитающих в гос. заповедниках. М.: Изд-во МСХ СССР. 1956. С. 33 – 71.
1180. Юргенсон П.Б. Род куниц Martes Pinel, 1792 // В.Г. Гептнер, Н.П. Наумов, П.Б. Юргенсон, А.А. Слудский, А.Ф. Чиркова, А.Г. Банников. Млекопитающие Советского Союза. Т. II (Ч. I.). Морские коровы и хищные / Под ред. В.Г. Гептнера, Н.П. Наумова. М.: Высш. шк., 1967. С. 502 – 604.
1181. Юргенсон П.Б. Охотничьи звери и птицы (прикладная экология) М.: Лесн. промышл. 1968. 308 с.

1182. Юргенсон П.Б. Опыт зоогеографического анализа фауны Жигулей и Самарской Луки // Эколого-фаунистические исследования в заповедниках. М.: Наука, 1981. С. 119 – 129.
1183. Яблоков А.В. Популяционная биология. М: Высшая школа. 1987. 303 с.
1184. Яблоков А.В., Остроумов С.А. Охрана живой природы: проблемы и перспективы / Под ред. Н.Ф. Реймерса. Москва: Лесная промышленность, 1983. 269 с.
1185. Якобсон Р. Язык и бессознательное. М.: Гнозис, 1996. С. 118.
1186. Янковский С. Концепции общей теории информации. http://kitkitch.narod.ru/books/information/information.htm , 2000.
1187. Ярошевский М.Г. История психологии. М.: Наука, 1985. 260 с.
1188. Яскин В.А. Сезонные изменения морфологии головного мозга, основных морфофизиологических показателей и поведения рыжих полёвок // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1970. С. 152 – 159.
1189. Aboulaich R., Habbal A., Moussaid N. Split of an Optimization Variable in Game Theory // Mathematic Modelling of Natural Phenomena. 2010. Vol. 5. № 7. P. 122 – 127.
1190. Aebischer N. J., Robertson P.A., Kenward R.E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data // Ecology. 1993. Vol. 74. P. 1313 – 1325.
1191. Agarwala, E. K., Chiel, H. J., Thomas, P. J. Pursuit of food versus pursuit of information in a Markovian perception–action loop model of foraging // J. Theor. Biol. 2012. № 304. P. 235 – 272.
1192. Ahissar E., Knutsen P. M. Object localization with whiskers // Biol. Cybern., 2008. Vol. 98, № 6. P. 449 – 458.
1193. Ahl A. S. The role of vibrissae in behavior - a status review // Veterinary Research Communications, 1986. Vol. 10, № 4. P. 245 – 268.
1194. Alcock J. Animal behavior: An evolutinary approach. Arizona. Sinaur Associates. 2013. 522 p.
1195. Alexander S. Philosophical and Literary Pieces. London. 1939. p. 322.
1196. Allen C., Bekoff M. Species of Mind. MIT Press: Cambridge. 1997. 276 p.
1197. Altmann S.A., Without a Word. Non-Verbal Communication. Ed. By R.A. Handle. London, 1972. Cambridge Univ. P. xxxi + 443.
1198. Andrewartha H.G. Introduction to the Study of Animal Populations. – Chicago: Chicago Univ. Press, 1961. 281 p.
1199. Andrewartha H.G., Birch L.C. The Distribution and Abundance of Animals. Chicago: University of Chicago Press. 1954.
1200. Animal communication theory. Information and Influence / Ed. U.E. Stegmann. Cambrige, NY, Melbourne, Madrid. Cambrige Univ. Press. 2013. 453 p.
1201. Apter M.J. On the concept of bistability // Internet J. of Gen Systems. 1981. Vol. 6. P. 225 – 235.

1202. Apter M.J. Reversal theory: a new approach to motivation, emotion and personality. Indiana: Pardue Univ. Press. 1989. 29 p.
1203. Arim M., Marquet P.A. Intraguild predation; a widespread interaction related to species biology // Ecol. Lett. 2004. Vol. 7. P. 557 – 564.
1204. Armstrong D.P. Levels of cause and effect as organizing principles for research in animal behaviour // Canadian Journal of Zoology. 1991. № 69. P. 823 – 829.
1205. Ashby W.R. An Introduction to Cybernetics. London: Chapman & Hall, 1956. 295 p.
1206. Backer J.M. Habitat use and spatial organization of pine marten on southern Vancouver Island, British Columbia. M. Sc. Thesis. Vancouver, Canada, Simon Fraser University. 119 p.
1207. Baerends G.P. The functional organization of behaviour // Animal Behaviour. 1976. Vol. 24. P. 726 – 738.
1208. Bailay N. The mathematical approach to biology and medicine. London – New-York, 1967. J. Wiley and Sons Press. P. 157 – 158.
1209. Balestrieri A., Remonty L., Ruiz-Conzález A., Vergara M., Capelli E., Gómez-Moliner B., Prigioni C. Food habits of genetically identified pine marten (*Martes martes*) expanding in agricultural lowland (NW Italy) // Acta Theriol. 2011. Vol. 56. P. 199 – 207.
1210. Bang P., Dahlström P. Animal tracks and signs. London: Collins. 1974. 235 p.
1211. Barlow G.W. Modal action patterns // How Animals Communicate. Ed. T. Sebeok. Bloomington, Indiana Univ. Press. 1963. P. 98 – 134.
1212. Bauer S., Klaassen M. Mechanistic models migration behaviour their diversity, structure and use // Journal of Animal Ecol. 2013 (May). Vol. 82. Is. 3. P. 498 – 508.
1213. Bartumeus F. Behavioral intermittence, Levy patterns and randomness in animal motion // Oikos. 2009. Vol. 118. P. 488 – 494.
1214. Beach F.A. Sex and Behaviour. New York: Wiley. 1965. 380 p.
1215. Bechara A., Damasio A. The Somatic Marker Hypothesis: A Neural Theory of Economic Decision // Games and Economic Behavior. 2005. № 52. Pp. 336–372.
1216. Becker E.F., Spindler M.A., Osborne T.O. A population estimator based on network sampling of tracks in snow // Journal of Wildlife Management. 1998. Vol. 63. P. 968 – 977.
1217. Becker E.F., Golden H.N., Gardner C.L. Using probability sampling of animal tracks in snow to estimate population size // M. Thompson (ed.). Sampling rare or elusive species: concepts, designs, and techniques for estimating population parameters. Island, Washington, D.C., USA. 2004. P. 248 – 270.
1218. Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach / Eds. J.R. Krebs & N.B. Davies. Sinauer Associates Inc., Sunderland, MA. 1984. 493 p.

1219. Behavioral Ecology. Ecological Consequences of Adaptive Behaviour / Eds. R.M. Sibly & R.H. Smith. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1985. 620 p.
1220. Behtereva N.P., Gretchin V.B. Physiological Functions of Mental Activity // Intern. Rev. Neurobiol. 1968. Vol. 11. NY., L. P. 239 – 246.
1221. Bekger J. The role of risks in mammalian combat: zebra and onager fights // Z. Tierpsychol. 1981. Vol. 4. P. 297 – 304.
1222. Bekoff M. Behavioral acts: description, classification, ethogram analysis, and measurement // Cairns R.B. (Ed). The Analysis of Social Interactions. Methods, Issues, and Illustrations. Erlbaum, Hillsdale, N. J. 1979. P. 67 – 80.
1223. Belovsky G.E., Botkin D.B., Crowl T.A., Cummins K.W., Franklin J.F., Hunter M.L., Joern A., Lindenmayer D.B., MacMahon J.A., Margules C.R. & Scott J.M. Ten Suggestions to Strengthen the Science of Ecology // BioScience. 2004. Vol. 54. № 4. P. 345 – 351.
1224. Bennett E.L. Cerebral effects of differential experience and training // M.R. Rozenzweig & E.L. Bennett (Eds.). Neural mechanisms of learning and memory. Cambridge, MA: MIT Press, 1976. P. 279 – 287.
1225. Bernard C. Lecons sur les propriétés physiologicues et les alterations pathologicues des liquides de l’organisme. Paris: Ballière, 1859. V. I. 524 p. V. II. 476 p.
1226. Bertalanffy L., von. General system theory: foundations, development, applications. Ed. by George Braziller. New York. 1968. 42 p.
1227. Bindra D. Components of general activity and the analysis of behaviour // Psychol. Rev., 1961. Vol. 68. P. 205 – 215.
1228. Biodiversity / Ed. Wilson E.O. National Academy Press, Washington, D.C. 1988. 187 p.
1229. Bischof N. Kybernetik in Biologie und Psychologie // Moser S. (Hg.) Information und Kommunikation. München: Oldenbourg. 1968. S. 63 – 72.
1230. Blew R.D. On the definition of ecosystem // Bull. Ecol. Soc. Amer. 1996. Vol. 77. P. 171 – 173.
1231. Bode B.H. Psychology as a science of behavior // Psychol. review. 1914. Vol. 21. № 1. P. 46.
1232. Bontadina F., Gloor S., Hegglin D., Hotz T., Stauffer C. In fox-Kommunikation fur ein konfliktarmes Zusammenleben von Menschen und Stadtfuchsen // Forest Snow and Landscape Res. 2001. Vol. 76. № 1 – 2. P. 267 – 284.
1233. Botkin D.B. Forest Dynamics: An Ecological Model. Oxford (UK): Oxford Univ. Press. 1993. 309 p.
1234. Bowers N., Bowers R., Kaufman K. Kaufman Focus Guide to Mammals of North America. NY: Houghton Muffin Comp. 2004. 352 p.

1235. Bowman J. C., Robitaille J-F. Winter habitat use of American martens *Martes americana* within second-growth forest in Ontario, Canada // Wildlife Biology. 1997. Vol. 3. P. 97 – 105.
1236. Brazeziński M., Rodak L., Zalewski A. «Reversed» intraguild predation: red fox cubs killed by pine marten // Acta Theriol. 2014. Vol. 59. P. 473 – 477.
1237. Breckling B., Muller F., Reuter H., Holker F., Franzle O. Emergent properties in individual-based ecological models – introducing case studied in an ecosystem research context // Ecological Modelling. 2010. Vol. 186. № 4. P. 376 – 388.
1238. Breland K., Breland M. The misbehavior of organisms // Amer. Psychol. 1961. Vol. 16. P. 681 – 684.
1239. Broadbent D.E. Perception and Communikation. Oxford: Pergamon Press, 1958. 338 p.
1240. Brose U., Ehnes R.B., Rall B.C., Vucic-Pestic O., Berlow E.L., Scheu S. Foraging theory predicts predator–prey energy fluxes // J. Animal Ecology. 2008. Vol. 77. № 5. P. 1072 – 1078.
1241. Brown T. The Science and Art of Tracking. NY: Berklay Bubl. Gr. 1999. 240 p.
1242. Bruner J., Kennedy D. Habituation: occurrence at a neuromuscular junction. Science, N.Y. 1970. Vol. 169. P. 92 – 94.
1243. Bruner J.S., Postman L. On perception of incongruity: a paradigm // J. Personality, 1949. Vol. 18. P. 7 – 11.
1244. Bühler K. Sprachtheorie. Die Darstellungsfunktion der Sprache. Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, 1965. 528 S.
1245. Burt W., Grossenhider R. A Field Guide to the Mammals. Houghton Muffin: Boston, MA. 1976. 167 p.
1246. Buskirk S.W., Powell R.A. Habitat ecology of fishers and American martens // S.W. Buskirk, A.S. Harestad, M.G. Raphael, R.A. Powell (Eds.). Martens, sables, and fishers; biology and conservation. Ithaca, New York. Cornell University Press. 1994. P. 283 – 296.
1247. Burkhardt R.W. Theory and practice in naturalistic studies of behavior prior to ethology's establishment as a scientific discipline // Interpretation and explanation in the study of animal behavior. Boulder: Westview Press, 1990. Vol. 2. P. 6 – 30.
1248. Burnham J.C., Andersen D.R. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. NY: Spring – Verlag. 1998. 488 p.
1249. Cabanac M., Russek M. Regulated biological systems // Journal of Biological Systems. 2000. Vol. 8. P. 141 – 149.
1250. Cannon W.B. The wisdom of the body. NY: Norton. 1932. 340 p.
1251. Cardinal R.N. Neural systems implicated in delayed and probabilistic reinforcement // Neural Netw. 2006. Vol. 19. №. 8. P. 1277 – 1301.

1252. Chakraborty P., Saxena P.C., Katti C.P. Fifty Years of Automata Simulation: A Review. ACM Inroads. 2011. Vol. 2. № 4. P. 59 – 70.
1253. Chalon P., Brochier B., Bauduin B., Mosselmans F., Pastoret P.-P. Structure d'âge et sexe ratio d'une population de renards roux *(Vulpes vulpes)* on Belgique // Cah. Ethol. 1998. Vol. 18. № 1. P. 17– 18.
1254. Chaouiya C., Bérenguer D., Keating S.M., Nadli A., van Iersel M.P. SBML qualitative models: a model representation format and infrastructure to foster interactions between qualitative modeling formalisms and tools // BioMedCentral Systems Biology. 2013. Vol. 7. № 11. P. 135 – 150.
1255. Chapin F.S., Matson P.A., Mooney H.A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag. 2002. 398 p.
1256. Charthy J.D. Classification of Communication. Approaches to Animal Communication. Ed. By T.A. Sebeok and A. Ramsay // Approaches to Semiotics. Vol. 1. Mouton: Hugue & Par's. 1969. P. 261.
1257. Chautan M., Artois M., Pontier D. Red Fox *(Vulpes vulpes)* Populations in Western Europe: Are They on the Increase? Could We Know Why? Should we Manage It and How? // Abstr. Euro-Amer. Mammal Cong., Santiago de Compostela, 19 – 24 July, 1998. P. 243.
1258. Chiel H., Beer R. The brain has a body: Adaptive behaviour emerges from interactions of nervous system, body and environment // Trends in Neuroscience. 1997. Vol. 20. P. 553 – 557.
1259. Chitty, D. Self Regulation of Numbers through Changes in Viability // Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol. 1957. P. 277 – 280.
1260. Christian, J.J. Phenomena associated with population density // Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. 1961. Vol. 47. № 4. P. 428 – 449.
1261. Cristian J.J., Davis D.E. Endocrines, behavior and population // Science. 1954. Vol. 146. P. 1550 – 1560.
1262. Clapham M., Nevin O.T., Ramsey A.D., Rosell F. The function of strategic tree selectivity in the chemical signalling of brown bears // Animal Behaviour. 2013 (June). Vol. 85. № 6. P. 1351 – 1357.
1263. Clemens L.G. Development and Behavior // Dewsbury D.A., Rethlingshafer D.A. (ed.). Comparative psychology: A modern survey. New York: McGrow-Hill. 1973. P. 338 – 268.
1264. Cognitive models of memory // M.A. Conway (ed.). UK, 1997. 369 p.
1265. Coman B.J., Robinson J., Beaumont C. Home range, dispersal, and density of red foxes *(Vulpes vulpes)* in Central Victoria // Wildlife Research. 1991. Vol. 18. P. 215 – 223.
1266. Connolly K. The genetics of behaviour // New horizons in psychology / Ed. B. M. Fross. London: Penguin Books. 1966. P. 186.
1267. Conover M. Resolving Human-Wildlife Conflict: The Science of Wildlife Damage Management. CRC Press, Boca Raton, FL. USA. 2002. 418 p.

1268. Cordeschi R. The Discovery of the Artificial: Behaviour, Mind and Machines Before and Beyond Cybernetics. Dordrecht, The Netherlands. Kluwer Acad. Publ. 2002. 312 p.
1269. Coren S., Ward L.M., Enns J.T. Sensation and perception. Harcout Brace College Publishers, 1999. 720 c.
1270. Cotton J.W. Running time as a function of amount of food deprivation // J. exp. Psychol., 1953. Vol. 46. P. 188 – 198.
1271. Cowles M., Davis C. Strength of the nervous system and reversal theory // Apter M.J., Fontana D., Murgatroyd S. (eds). Reversal theory: Applications and developments. Cardiff Univ. Collage Press, 1983. P. 129 – 143.
1272. Dambacher J.M., Luh H.-K., Li H.W., Rossignol Ph.A. Qualitative Stability and Ambiguity in Model Ecosystems // The American Naturalist. 2003. Vol. 161. № 6. P. 876 – 889.
1273. Darwin Ch. On the Origin of Species. A Faximile of the first edition. NY: Atheneum. 1967. 502 p.
1274. Dawson P.S., King C.D. Readings in Population Biology / Ed. C.D. King. Englewood Cliffs (NJ): Prentice Hall. 1971. 512 p.
1275. Dalziel B.D., Morales J.M., Fryxell J.M. Fitting probability distributions to animal movement trajectories: dynamic models linking distance, resources, and memory // The American Naturalist. 2008. Vol. 172. P. 248 – 258.
1276. DeAngelis D.L., Post W.M., Travis C.C. Positive Feedback in Natural Systems. Berlin: Springer, 1986. 291 p.
1277. Dennett D.C. Intentional systems in cognitive ethology: The «panglossian paradigm» defanded // Behavioural and Brain Sciences. 1983. Vol. 6. P. 343 – 390.
1278. Derdikman D., Szwed M., Bagdasarian K., Knutsen P. M., Pietr M., Yu C. Active construction of percepts about object location // Novartis Found Symp. 2006. Vol. 270. Discussion 4 – 14. P. 14 – 51.
1279. Devis H. Characteristics and selection of winter dens by Black Bears in coastal British Columbia. M. Sc. Thesis. Burnaby: Simon Fraser University. B.C. 1996. 161 p.
1280. Dewsbury D.A. Comparative psychologists and their quest for infirmity. – New York: Annals of New York Acad. of Sc. 1973. Vol. 223. P. 147 – 167.
1281. Diamond M. E., Heimendahl M., Arabzadeh E. Whisker-mediated texture discrimination // PLoS Biol., 2008. Vol. 6, № 8. P. 220.
1282. Dickman, C.R., Doncaster C.P. The Ecology of Small Mammals in Urban Habitats. Populations in a Patchy Environment // J. of Anim. Ecology, 1987. Vol. 56. P. 629 – 640.
1283. Dingemanse N.J., Dochtermann N.A. Quantifying individual Variation in behaviour: mixed effect modeling approaches // Journal of Animal Ecol. 2013 (January). Vol. 82. Is. 1. P. 39 – 54.

1284. Doak D.F., Estes J.A., Halpern B., Jacob U., Lindberg D., Lovvorn J., Monson D., Tinker M., Williams T., Wootton J., Carroll I., Emmerson M., Micheli F. Understanding and predicting ecological dynamics: are major surprises inevitable // Ecology. 2008. Vol. 89. № 4. P. 952 – 961.
1285. Dodson S.I., Allen T.F.H., Elliot K., Ives A.R., Jeanne R.L., Kitchell J.F., Langstone N.E., Turner M.G. Readings in Ecology / Ed. M.G. Turner. Oxford (UK): Oxford Univ. Press. 1999. P. 347 – 390.
1286. Donadio E., Buskirk S.W. Diet, morphology and interspecific killing in carnivore // American Naturalist. 2006. Vol. 167. P. 524 – 536.
1287. Doncaster C.P., Dickman C.R., MacDonald D.W. Feeding ecology of red foxes *(Vulpes vulpes)* in the city of Oxford, England // J. of Mammalogy. 1990. Vol. 71. P. 188 – 194.
1288. Doncaster C.P., MacDonald D.W. Drifting Territoriality in the Red Fox *(Vulpes vulpes)* // J. of Anim. Ecology. 1991. Vol. 60. P. 423 – 439.
1289. Downer J. Supersense-Perception in the Animal World. BBC Books: London. 1988. 473 p.
1290. Dretske F. Explaining Behavior. Reasons in a World of Causes. MIT Press, Cambridge, Mass. 1988. 165 p.
1291. Drischel H. Einführung in die Biokybernetik. Berlin: Akademie-Verlag. 1972. 262 S.
1292. D'Souza D., Shankar P. Modern Applications of Automata Theory. New Jersey: World Scientific Publ. 2012. 656 p.
1293. Düßmann O. Kritik der Kognitiven Ethologie. Königshausen and Neumann. Würzburg. Epistemata Reiche Philosoph. 2001. Bd. 297. 187 S.
1294. Eco U. A Theory of Semiotics. Bloomington, London: Indiana Univ. Press, 1976. 437 c.
1295. Eigen M, Wie entsteht Information? // Prinzipien der Selbstorganisation in der Biologie. Berichte der Bunsen-Gesellschaft – 80. 1976. S. 1059 – 1081.
1296. Einarsen A. Determination of Some Predator Species by Field Signs. Corvallis: Oregon State Coll. Press. 1956. 34 p.
1297. Elbroch M. Mammal Tracks and Sign. A Guide to North American Species. PA: Stackpole Books Mechanicsburg. 2003. 792 p.
1298. Emmerche C., Hoffmeyer J. From Language to Nature – the Semiotic Metaphor in Biology // Semiotica. 1991. Vol. 84 (1/2). P. 1 – 42.
1299. Endres A. Markwirschaft und Umwelt // Farmer K. (Hg.) Öko-System-Analyse. 1989. Bd. 1. Gras. S. 113 – 123.
1300. Engelberg J., Boyarsky L.L. The noncybernetic nature of ecosystems // American Naturalist. 1979, Vol. 114. P. 317 – 324.
1301. Enserink M., Vogel G. Wildlife conservation – the carnivore comeback. Science. 2006. № 314. P. 746 – 749.

1302. Erlinge S. Movements and daily activity pattern of radio tracked male stoats Mustela erminea // A handbook on biotelemetry and radiotrackings / Eds. C.J.J. Amlaner, D.W. MacDonald. Oxford, NY. 1979. P. 703 – 710.
1303. Eysenk H.J. Intelligence assessment: a theoretical and experimental approach // Br. Journal Educ. Psychol. 1967. Vol. 1. № 37. P. 81 – 98.
1304. Fahse L., Wissel C., Grimm, V. Reconciling Classical and Individual-Based Approaches in Theoretical Population Ecology: A Protocol for Extracting Population Parameters from Individual-Based Models // Amer. Natur. 1998. Vol. 152. № 6. P. 838 – 852.
1305. Fischer J. Metakognition bie Tieren // Heilinger J. (Hg.) Naturgeschichte der Freiheit. Walter de Gruyter. Berlin. NY. 2007. S. 95 – 116.
1306. Fog M. Studies on the weasel (*Mustela nivalis*) and the stoat (*Mustela erminea*) in Denmark // Dan. Rev. Game Biol. 1969. Vol. 6. № 2. P. 1 – 14.
1307. Ford E.D. Scientific Method for Ecological Research. NY. Cambridge Univ. Press. 2002. 564 p.
1308. Forsey E.S., Baggs E.M. Winter activity of mammals in riparian zones and adjacent forests prior to and following clear – cutting at Copper Lake Newfoundland, Canada // Forest Ecology and Management. 2001. Vol. 145. P. 163 – 171.
1309. Gardner M.R., Ashby W.R. Connectance of large dynamic (cybernetic) systems: critical values for stability // Nature. 1970. Vol. 228. P. 784 – 785.
1310. Gardner R.A., Gardner B.T. Teaching sign language to a chimpanzee // Science. 1969. Vol. 165. P. 664 – 672.
1311. Gatlin L. Information Theory and Living Systems. NY. Columbia Univ. Press. 1972. P. 25 – 92.
1312. Gese E.M. Survey and census techniques for canids // C. Sillero-Zubiri, M. Hoffman & D.W. Macdonald (ed.). Canids: foxes, wolves, jackals, and dogs. Status survey and conservation action plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, Switzerland. 2004. P. 273 – 279.
1313. Giuggioli L., Bartumeus F. Animal movment, search strategies and behavioral ecology: a cross-disciplinary way forward // J. of Animal Ecology. 2010. Vol. 79. № 4. P. 906 – 909.
1314. Goldmann E.A. Five new mammals from Arizona and Colorado // Proc. Biol. Soc. 1933. Wash. Vol. 31. P. 21 – 26.
1315. Gompper M.E. The ecology of northeast coyotes: current knowledge and priorities for future research // Wildlife Conservation Society Working Paper. 2002. Vol. 17. P. 1 – 48.
1316. Gompper M.E., Kays R.W., Ray J.C., La Point S.D., Bogan D.A., Cryan J.R. A comparison of Noninvasion Techniques to Survey Carnivore Communities in Northeastern North America // Wildlife Society Bulletin. 2006. Vol. 34 (4). P. 1142 – 1151.

1317. Goszcynski J. Fox, Racoon Dog and Badger Denstities in North Easter Poland // Acta Theriol. 1999. Vol. 44. № 4. P. 413 – 420.
1318. Goszszynski J., Posluszny M., Pilot M., Gralakc B. Patterns of winter locomotion and foraging in two sympatric marten specien: *Martes martes* and *Martes foina* // Canad. J. of Zoology, 2007. Vol. 85(2). P. 239 – 249.
1319. Gray J.A., McNaughton N. The Neuropsychology of Anxiety. The 2-nd Ed. Oxford: Oxford Med. Publ. 2000. 424 p.
1320. Griffin D.R. Animal Minds. Univ. of Chicago Press: Chicago. 2001. 475 p.
1321. Griffin J.N., Haye K.L., Hawkins S.J., Thompson R.C., Jenkins S.R. Predator diversity and ecosystem functioning: density modifies the effect of resource partitioning // Ecology. 2008. Vol. 89. № 2. P. 298 – 305.
1322. Grimm V. Ten years of individual-based modeling in ecology: what have we bearned and what could we learn in the future? // Ecological Modelling. 1999. Vol. 135. № 2 – 3. P. 129 – 148.
1323. Guisan A., Zimmermann N. Predictive habitat distribution models in ecology // Ibis. P. 147 – 186.
1324. Gundersen V., Rolstad J. Rev *Vulpes vulpes* og mår *Martes martes*: boreal skog: Har habitat fragmenteringen medfort okt predasjontrykk? // Fauna (Nor.). 2000. Vol. 53. № 4. P. 186 – 198.
1325. Guthrie E.R. The psychology of learning. NY – London: Harper. 1935. P. 187.
1326. Guttman N. Experience //Proceedings of the American philosophical society. Psychology: A behavioral reinterpretation. 1964. Vol. 108. № 6. P. 463.
1327. Hall J. F. The relationship between external stimulation, food deprivation and activity // Journal of comp. physiol. Psychol. 1956. Vol. 49. P. 339 – 341.
1328. Hall K., Schaller G. Tool – using behavior of the California sea otter // Journal of Mammalia. 1964. Vol. 45. P. 287 – 298.
1329. Haken H. Lines of development of Synergetics // Dinamic of Synergrtic Systems. B.: Springer. 1980. P. 15 – 16.
1330. Haken H. Information compression in biological systems // Biological Cybernetics. 1987. Vol. 56. P. 11 – 17.
1331. Haken H. Über das Verhältnis der Synergetik zur Thermodinamik, Kybernetik und Informationstheorie. Selbstorganisation. Jahrbuch für Komplexität in der Natur-, Sozial- und Geisteswissenschaften. 1990. S. 19 – 23.
1332. Harris S. An estimation of the number of fox in the city of Bristol and some possible factors affecting their distribution // J. of Applied Ecology. 1981a. Vol. 18. P. 455 – 465.
1333. Harris S. The food of suburban foxes *(Vulpes vulpes)* with special reference to London // Mammal Review. 1981b. Vol. 11. P. 151 – 168.
1334. Harris S. Home ranges and patterns of distribution of foxes *(Vulpes vulpes)* in an urban area, as revealed by radio tracking // A handbook of biotelemetry and

radio tracking / Eds. J.Amlaner & MacDonald. Oxford, Pergamon Press. 1984. P. 685 – 690.
1335. Harris S., Rayner J.M. Urban fox *(Vulpes vulpes)* population estimates and habitat requirements in several British cities // J. of Anim. Ecology. 1986. Vol. 55. P. 575 – 591.
1336. Harvey P.H., Pagel M.D. The Comparative Method in Evolutionary Biology. NY: Oxford Univ. Press. P. 21 – 132.
1337. Hassenstein B. Biologische Kybernetik. Heidelberg: Quelle & Meyer. 1967. 123 S.
1338. Hauser M.D. The evolution of communication. Cambrige: MIT Press. P. 1 – 760.
1339. Hebb D.O. The Organization of Behaviour. NY: Wiley. 1949. 335 p.
1340. Heffner R.A., Butler M.J., Reilly C.K. Pseudoreplication revisited // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 2558 – 2562.
1341. Held R. Dissociation of visual function by deprivation and rearrangement // Psychol. Forschung. 1967. Vol. 31. P. 338 – 348.
1342. Helle P., Wikman M., Danilov P., Bljudnik L., Belkin V. Snow track counts in Finland and Russian Karelia in 2000 // Game Research, Note 169. Helsinki, 2000. P. 1 – 14.
1343. Helldin J. O. Pine marten (*Martes martes*) population limitation: food, harvesting or predation? // Acta Universitatis Agriculturae Sueciae. Silvestria. 1998. Vol. 60. P. 33 – 39.
1344. Herrick C.J. The natural history of purpose // Psychol. Rewiev. 1925. Vol. 32. № 6. P. 423.
1345. Hickman C., Roberts L., Larson A. Integrated Principles of Zoology. MacGraw-Hill: New York. 2001. 548 p.
1346. Hilborn R., Mangel M. The Ecological Detective: Confronting Models with Data. Princeton (NJ): Princeton Univ. Press. 1997. 330 p.
1347. Hinde R.A. Ethology. Its Nature and Relations with other Sciences. Oxford Univ. Press, NY. 1982. 320 p.
1348. Hobbie J.E. Scientific Accomplishments of the Long Term Ecological research Program: An introduction // BioScience. 2003. Vol. 53. P. 17 – 20.
1349. Hobbs B., Ludsin S., Knight R., Ryan P., Biberhofer J., Ciborowski J. Fuzzy cognitive mapping as a tool to define management objectives for complex ecosystems // Ecological Applications. 2002. Vol. 12. № 5. P. 1548 – 1565.
1350. Hockett C.F. Animal Sounds in communication / Ed. W.E. Lanyon, W.N. Tavolga. Washington. D.C. AIBS. 1960. 218 p.
1351. Holland J.H. Adaptation in Natural and Artificiant Systems. Boston, MA: MIT Press. 1992. 211 p.
1352. Honig W.K. Operant Behavior. Appleton-Century Crofts, NY, 1966. 865 p.

1353. Hopson J. A love affair with the brain: A PT conversation with Marian Diamond // Psychology Today, 1992. Vol. 11. P. 62 – 75.
1354. Hosseini P.R. Pattern formation and individual-based models: The importance of understanding individual-based food movement // Ecological Modelling. 2006. Vol. 194. № 4. P. 357 – 371.
1355. Hubbell S.P. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence // Functional Ecology. 2005. Vol. 19. P. 166 – 177.
1356. Hubel D.H., Wiesel T.N. Brain and visual reception: the story of a 25-years collaboration. Oxford: Oxford Univ. Press. 2005. 744 p.
1357. Hull C. L. Principles of behavior. NY – London. 1943. 97 p.
1358. Hummell J.E., Biederman I. Dynamic binding in a neural network for shape recognition // Psychol. Revew. 1992. Vol. 32. P. 32 – 46.
1359. Hurlbert S.H. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments // Ecol. Monographs. 1984. Vol. 54. P. 187 – 211.
1360. G.E. An introduction to population ecology. New Haven and London: Yale Univ. Press, 1978. 260 c.
1361. Immelmann K. Erörterungen zur Definition und Anwendbarkeit der Bergiffe «ultimate factor», «proximate factor» und «Zeitgeber» // Oecologia. 1972. Vol. 9. S. 259 – 264.
1362. Immelmann K. Introduction to Ethology. New-York, London: Plenum Press. 1980. 237 p.
1363. Immelmann K., Scherer K.R., Vogel C., Schmoock P. (Hg.) Psychobiologie – Grundlagen des Verhaltens. Fischer, Stuttgart, 1988. Psychologie Verlags Union. Wienheim. 812 p.
1364. Jakubiec-Benroth D., Jakubiec Z. Synantropizacja lisow *Vulpes vulpes* we Wroslawiu // PRZ. Zool. 2001. Vol. 45. № 1 – 2. P. 121 – 126.
1365. Jędrzejewska B., Jędrzejewski W. Predation in vertebrate communities The Białowieża Primeval Forest as a case study. Springer, Berlin. 1998. 450 p.
1366. Jędrzejewski W., Sidorovich V. Art of animal tracking. Poland. Mammal Research Institute, 2011. 227 p.
1367. Jędrzejewski W., Zalewski A., Jędrzejewska B. Foraging by pine marten *Martes martes* relation to food resourses in Bialowieza National Park, Poland // Acta Theriologica. 1993. № 38 (4). P. 405 – 426.
1368. Jennings H.S. Behavior of the lower organisms. Columbia univ. press. The Macmillian Company. 1906. 366 p.
1369. Jordan N.R. A Strategy for Restoring the Pine Marten to England and Wales. Report published by The Vincent Wildlife Trust. 2011. 36 p.
1370. Kahneman D. Attention and effort. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall, 1973. 49 p.
1371. Kappeler P.M. Verhaltensbiologie. 2012. Springer. Berlin. Heidelberg. 605 S.

1372. Kauhala K., Helle P. Interactions of Predator-prey Populations in Finland Based on Wildlife Triangle Counts // Wildlife in Finland, Ed.: The Finnish Game Fund, Suomen Riista. Helsinki. 2001. Vol. 47. P. 45 – 48.
1373. Kawamura K. Brain and Mind, Echo of Life. Keio Univ. Press. Tokyo, 2006. 550 p.
1374. Keller E.F. Ecosystems, organisms, and machines // BioScience. 2005. Vol. 55. P. 1069 – 1074.
1375. Keller F.S., Hill L.M. Another «insight» experiment // Journal Genet. Psychol. 1936. Vol. 48. P. 484 – 489.
1376. Kimble G.A. A new formula for behaviorism / Psychological Review. 1994. Vol. 101. № 2. P. 254 – 158.
1377. Kingsland S. E. The evolution of American ecology, 1890 – 2000. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA. 2005. 328 p.
1378. Klopfer P.H. Behavioral Aspects of Ecology. NY: Prentice-Hall, 1973. 200 p.
1379. Knutsen P. M., Pietr M., Ahissar E. Haptic object localization in the vibrissal system: behavior and performance // J. Neurosci., 2006. Vol. 26. № 33. P. 8451 – 8464.
1380. Koffka K. Principles of Gestalt Psychology. Harcourt Brace. NY, 1935. 700 p.
1381. Köhler W. The Mentality of Apes. Harcourt Brace. New York. 1925.
1382. Köhler W. Gestalt Psychology. N.Y.: Harcourt Brace. 1929. 454 p.
1383. Koleff P., Gaston K., Lennon J.J. Measuring beta diversity for presence – absence data // Journal of Animal Ecol. 2003 (May). Vol. 72. Is. 3. P. 367 – 382.
1384. Kooijman S.A.L.M. Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation. Cambridge University Press, 2010. 424 p.
1385. Korpimäki E., Norrdahj K., Rinta-Jaskari T. Responses of stoats and least weasels to fluctuating food abundances: is the low phase of the vole cycle due to mustelid predation // Oecologia. 1991. Vol. 88. № 4. P. 552 – 561.
1386. Krebs C.J. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. 5th ed. Benjamin Cummings. San Francisco, CA. 2001. 695 p.
1387. Krech D. Dynamic systems, psychological fields and hypothetical construct // Psych. Review. 1950. Vol. 57. № 2. P. 284.
1388. Krohn W., Zielinski W., Boone R. Relations among Fishers, Snow, and Martens in California: Results from Small-Scale Spatial Comparisons // Martes: Taxonomy, Ecology, Techniques, and Management / G.Proulx, H.N.Bryant, P.M.Woodard (eds.) Provincial Museum of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada. 1997. P. 211 – 232.
1389. Kuhn T.S. La strutura delle rivoluzione scientifice. Torino, 1969. Pp. 34 – 89.

1390. Kull K. Semiotic Paradigm in Theoretical Biology // Kull K., Tiivel T. Lectures in Theoretical Biology: The Second Stage. Tallin: Estonian Academy of Sciens. 1993. P. 52 – 62.
1391. Kull K. On Semiosis, Umwelt, and Semiosphere // Semiotica. 1998a. Vol. 120 (3/4). P. 299 – 310.
1392. Kull K. Semiotic Ecology: different natures in the semiosphere // Sign Systems Studies. Tartu: University Press, 1998b. Vol. 26. P. 344 – 371.
1393. Kull K. Copy *versus* Translate, Meme *versus* Sign: Development of Biological Textuality // European J. of Semiotic Studies. 2000. Vol. 12 (1). P. 101 – 120.
1394. Kuo Z.Y. The Dinamics of Behaviour Development. Random House, New York 1967. 240 p.
1395. Kurki S., Nikula A., Helle P., Linden H. Abundances of red fox and pine marten in relation to the composition of boreal forest landscapes // J. Anim. Ecology. 1998. Vol. 67. № 6. P. 874 – 886.
1396. Lazarus R.S. Cognition and motivation // Amer.Psychol. 1991. Vol. 46. P. 352 – 367.
1397. Lehner P.N. Handbook of Ethological Methods. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1998. 672 p.
1398. Liebenberg L. The Art of Tracking: The Origin of science. Cape Town, South Africa: David Phillip. 1990. 178 p.
1399. Lindstedt S.L., Calder W.A. Bodi size, physiological time, find longeviti of homeothermic animals // Quart. Rev. Biol. 1981. P. 1 – 16.
1400. Lindström E. R., Brainerd S. M., Helldin J-O., Overskaug K. Pine marten – red fox interactions: a case of intraguild predation? // Annales Zoologici Fennici, 1995. Vol. 32. P. 123 – 130.
1401. LeDoux J. The Emotional Brain: The Mysterious Underpinnings of Emotional Life. Simon & Schuster: New York. 384 p.
1402. Lewin K. Defining the «Field at a given time» // Psychol. Rev. 1943. Vol. 50 (3). P. 292 – 310.
1403. Lexikon der Kybernetik. Text in dt. Sprashe hrsg. G. von Laux. Berlin: Akademie Verlag. 1981. 642 S.
1404. Lindström E.R., Brainerd S.M., Helldin J.O., Overskaug K. Pine marten – red fox interactions: a case of untraguild predation? // Ann. Zool. Fenn. Vol. 32. P. 123 – 130.
1405. Logofet D.O. Matrices and graphs: stability problems in mathematical ecology // Boca Raton, Fl. CRC Press. 1993. 2141. P. 121.
1406. Lorenz K.Z. Vergleichende Verhaltensforschung // Zoo. Anz. Suppl. Bd. 1939. Vol. 12. P. 69 – 102.
1407. Lorenz K.Z. The comparative method in studying innate behaviour patterns // Symp. Soc. Exp. Biol. 1950. Vol. 4. P. 221 – 268.

1408. Lorenz K.Z. Morphology and behavior patterns in closely allied species// Transactions of the First Conference on Group Processes (1954) / Ed. by B. Schaffner. NY: Macy Foundation, 1955. P. 168 – 220.
1409. Lorenz K.Z. Evolution and modification of behavior. Chicago: Univ. of Chocago Press. 1965.
1410. Lucentini L., Vercillo F., Palomba A., Panara F., Ragni B. A PCR-RFLP method on feaces samples to distinguish *Martes martes*, *Martes foina*, *Mustela putorius* and *Vulpes vulpes* // Conserv. Genet. 2007. Vol. 8. P. 757 – 759.
1411. MacArthur R. Geographical ecology. N.Y., Evanston, San Francisco, L.: Harper, Row Publ., 1972. 269 p.
1412. MacArthur R., Pianka E. On the Optimal Use of a Patchy Environment // Amer. Naturalist. 1966. Vol. 100. P. 603 – 609.
1413. Mac-Arthur R.H., Connell J.H. The Biology of Population. N.Y.: J. Wiley and Sons. 1966. 200 p.
1414. Malrieu Ph. Les émotions et la personnalité de l'enfant. Etudes de Psychologie et de Philosophie. Paris. Librairie Philosophique J. Vrin. 1952. P. 184.
1415. Manning A., Dawkins M.S. An introduction to Animal Behaviour. Press Syndicate, Univ. of Cambrige, 1998. 196 p.
1416. Maran T. John Maynard Smith's typology of animql signals: A view from memiotics // Sign Systems Studies. Tartu: Tartu Univ. Press. 2009. Vol. 37 (3/4). P. 477 – 497.
1417. Margalef R. Information theory in ecology // General System Bulletin. 1958. Vol. 3. P. 36 – 71.
1418. Margalef R. On certain unifying principles in ecology // American Naturalist. 1963. Vol. 97. P. 357 – 374.
1419. Martin A.C., Herbert S.Z., Nelson A.L. American Wildlife and Plants: A Guide Wildlife Food Habits. NY: Dover, 1951. 500 p.
1420. Martin P., Bateson P.P.G. Measuring Behavior. An introductory guide. Cambridge Univ. Press. 2007. 186 p.
1421. Martinelli D. Introduction // Sign Systems Studies. Tartu: Tartu Univ. Press. 2009. Vol. 37 (3/4). P. 355 – 368.
1422. McArthur R.H., Pianka E.R. On optimal use of a patchy environment // American Naturalist. 1966. V. 100. – P. 603 – 609.
1423. McNally R.J., Reiss S. The Preparedness Theory of Phobias: The Effects of Initial Fear Level on Safety-Signal Conditioning to Fear-Relevant Stimuli // Psychophysiology. 1984. Vol. 21. № 6. P. 647 – 652.
1424. Marler P. Animal Communication. Signals // Science. 1967. № 157. P. 769 – 774.
1425. May R.M. Qualitative stability in model ecosystems // Ecology, 1973. Vol. 54. № 3. P. 638 – 641.

1426. Mayer A.L.,Thurston H.W., Pawlowski C.W. The multidisciplinary influence of common sustainability indices // Frontiers in Ecology and the Environment. 2004. Vol. 2. № 8. P. 419 – 426.
1427. McArthur R. H., Pianka E. R. On optimal use of a patchy environment // American Naturalist. 1966. Vol. 100. P. 603 – 609.
1428. McCann K.S. Perspectives on diversity, structure, and stability // Cuddington K., Beisner B.E. Ecological Paradigms Lost. Routes of Theory Change. Elsevier, Amsterdam. 2005. P. 183 – 200.
1429. McCarthy M.A. Bayesian Methods for Ecology. Cambridge University Press. 2007. 306 p.
1430. McDonald R.A. Resource partitioning among British and Irish mustelids // Journal of Animal Ecology. 2002. Vol. 71. № 2. P. 874 – 886.
1431. McDougall L. The Complete Tracker: Tracks, Signs and Habits of North American Wildlife. NY: The Lyons Press. 1997. 288 pp.
1432. McFarland D., Houston A.I. Quantitative Ethology: The State Space Approach. London: Pitman Books, 1981. P. 165 – 174.
1433. McIntosh R.P. 1985. The Background of Ecology: Concepts and Theory. Cambridge: Cambridge University Press. 380 pp.
1434. McKie B.G., Woodward G., Hladyz S., Nistorescu M., Preda E., Popescu C., Giller P.S., Malmqvist B. Ecosystem functioning in stream assemblages from different regions: contrasting responses to variation in detritivore richness, evenness and density // J. of Animal Ecology. Vol. 77. № 3. P. 495 – 504.
1435. McNaughton S.J., Coughenour M.B. The cybernetic nature of ecosystems // American Naturalist. 1981. Vol. 117. P. 985 – 990.
1436. Mech D.L. Wolf-pack fuller zonesal prey reservoirs // Sciens, 1977. Namber 4314. P. 320 – 321.
1437. Meer J. Metabolic theories in ecology // Trends in Ecology and Evolution. 2006. № 21. P. 136 – 140.
1438. Meyer J.A., Wilson S.W. From animals to animats // Boceedings of the 1-st Intern. Conf. on Simulation of Adaptive Behavior. The MIT Press: Cambridge, Massachusetts, London, England, 1990. P. 306 – 315.
1439. Miller N.E. Motivations and stimuls / N.E. Miller // Handbook of Experimental Psychology. Edited by S.S. Stevens. New York: J. Willey & Sons, Inc., 1951. P. 577– 629.
1440. Minsky M., Papert S. Perceptions. Cambridge MA: MIT Press. 1969. 825 p.
1441. Mittelstaedt H. Die Regelungsthorie als methodisches Werkzeug der Verhaltensanalyse // Die Naturwissenschaften, 1961. Bd. 48. S. 246 – 254.
1442. Mogenson G., Jones D., Jim C. From motivation to action functional interface between the limbic system and the motor system // Progress in Neurobiology. 1980. Vol. 14. P. 69 – 97.

1443. Mohr C.O., Stumpf W.A. Comparison of method for calculating areas of animal activity // Jour. Wild. Manage. 1966. Vol. 30. P. 293 – 304.
1444. Moreno A., Lasa A. From Basic Adaptivity to Early Mind // Evolution and Cognition. – Vienna: Publ. by Konrad Lorenz Institut, Vienna Univ. Press. 2003. Vol. 9. № 1. P. 12 – 24.
1445. Morgan C.L. Emergent Evolution. L. 1927. 313 p.
1446. Morris Ch. Signification and Significance: A Study of the Relations of Signs and Values. MIT Press, Cambridge MA, 1964. 132 p.
1447. Morris Ch. Foundations of the Theory of Signs. // Writings on the General Theory of Signs. Mouton and Co. Publishers. The Hague-Paris, 1971a. 312 p.
1448. Morris Ch. Signification and Significance. Signs and the Act. // Writings on the General Theory of Signs (Approaches to Semiotics, 16). Mouton and Co. Publishers. The Hague-Paris, 1971б. P. 401 – 414.
1449. Morse D. H. Behavioral Mechanisms in Ecology. Cambridge, Mass.: Harvard University Press, 1980. 383 p.
1450. Moulton D.G. Communication by Chemical Signals // Science. 1968. Vol. 162 (3858) (6 Dec. 1968). P. 1176 – 1180.
1451. Mowat G. Winter habitat associations of American martens *(Martens americana)* interior wet-belt forests // Wildlife Biol. 2006. Vol. 12. № 1. P. 51 – 61.
1452. Mulder J.L. The stoat *Mustela erminea* in the Dutch dune region its local extinction and a possible cause: the arrival of the fox *Vulpes vulpes* // Lutra. 1990. Vol. 33. P. 120 – 128.
1453. Müller F. State-of-the-art in ecosystem theory // Ecological Modelling. 1997. Vol. 100. Is. 1 – 3. P. 135 – 161.
1454. Muller-Schwarze D., Muller-Schwarze C., Singer A.G., Silverstein R.M. Mammalian pheromone: Identification of active component in the subauricular scent of the male pronghorn // Science. 1974. Vol. 183. P. 860 – 862.
1455. Murie O.J., Elbroch M. Peterson Field Guide to Animal Tracks. Houghton Mufflin Co., Boston. MA. 2005. 432 p.
1456. Nams V.O. Animal movement rates as behavioural bouts // J. of Animal Ecology. 2006. Vol. 75. № 1. P. 298 – 302.
1457. Neisser U. Cognitive psychology. N.Y.: Apleton-Century-Crotis. 1967. 230 p.
1458. Nemes T. Kibernetische Maschinen. Berlin: Verlag-Technik. 1967. 288 p.
1459. Niemeyer G. Kybernetische System und Modelltheorie: system dynamics, von, Systemstudium Wirtschaftsinformatik. München: Vahlen, 1977. 278 S.
1460. Nisbet R.M., Muller E.B., Lika K., Kooijman S.A. From molecules to ecosystems through dynamic energy budget models // Journal of Animal Ecology. 2000. Vol. 69. № 6. P. 913 – 926.

1461. Norman D., Bobrov D. On the Role of Active Memory Processes in Perception and Cognition // C.N. Cofer (ed.) The Structure of Memory. San Franciisco, 1976. P. 25 – 37.
1462. Noss R.F. The Wildland Project. Land Conservation strategy // Wild Earth. Special Issue. 1992. P. 10 – 25.
1463. Nowak M.A., Plotkin J.B., Jansen V.A.A. The evolution of syntactic communikation // Nature. 2000. Vol. 404 (30 March 2000). P. 495 – 498.
1464. O'Doherty, Ruggiero L.F., Henry S.E. Home range size and fidelity of American martens in the Rocky Mauntains of southern Wyoming // Martes Symposium. Edmonton, Alta. 1995. P. 123 – 135.
1465. O'Mahony D., O'Reilly C., Turner P. Pine marten (*Martes martes*) distribution and abundance in Ireland // Mammalian Biology, 2012. P. 351 – 357.
1466. O'Meara D., Sheehy E., Turner P., O'Mahony D., Harrington A., Denman H., Lawton C., MacPherson J., O'Reilly C. Non-invasive multi-species monitoring: real-time PCR detection of small mammal and squirrel prey DNA in pine marten (*Martes martes*) scats on distribution and winter survival of weasel males // Acta Theriologica. 2014. Vol. 59. № 1. P. 111 – 117.
1467. Odum E.P. Fundamentals of Ecology. Philadelphia: W. B. Saunders Company, 1971. 384 p.
1468. Oettinger A.G. Automatic (transference, translation, remittance, shunting) // On Translation. Ed. R.A. Brower. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press. 1959. Pp. 240 – 267.
1469. Olson M., Hergenhahn B.R. Introduction to the Theories of Learning. NY: Prentice-Hall. 2004. P. 10.
1470. Orloci L. An information theory model for pattern analysis // Journal Ecol. 1971. V. 59. № 2. Pp. 343 – 349.
1471. Osgood C.E. Method and Theory in Experimental Psychology. Oxford: Oxford Univ. Press, 1953. – 800 p.
1472. Osgood C., Suci G., Tannenbaum P. The Measurement of Meaning. – Urbana: University of Illinois Press, 1957. – 356 p.
1473. Our Common Future. World Comission on Environment and Development. Oxford, NY: Oxford Univ. Press, 1987. 400 p.
1474. Paine R.T. Food web complexity and species diversity // American Natur. 1966. Vol. 100. № 910. P. 65 – 75.
1475. Paivio A. Mental Representations: a dual coding approach. N.Y., 1986. P. 17 – 32.
1476. Parkes A.S. Odors in mammalian reproduction // Journal of Reprod. Fertil. 1960. Vol. 1. P. 312 – 314.
1477. Patten B.C. An introduction to the cybernetics of the ecosystem: the trophic dynamic aspect // Ecology. 1959. Vol. 40. P. 221 – 231.

1478. Patten B.C., Odum E.P. The cybernetic nature of ecosystems // American Naturalist. 1981. Vol. 118. P. 886 – 895.
1479. Peirce Ch. S. Logical Foundations of the Theory of Signs. Harvard University Press: Dover publications. 1958. P. 3 – 216.
1480. Petrick S.W. The life-span of mammals // J.S. Afr. Vet. Assoc. 1977. Number 3. P. 151 – 154.
1481. Pickett S., Parker V., Fiedler P. The new paradigm in ecology: implications for conservation biology above the species level // Fiedler PL, Jain K. (eds.) Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation, and management. Chapman and Hall. New York, 1992. P. 65 – 88.
1482. Pielou E.C. Ecological diversity. NY.: Wiley-Intersci. 351 c.
1483. Pielou E.C. The interpretation of ecological data: a primer on classification and ordination. NY. Chichester: Wiley. 1984. 263 p.
1484. Pilot M., Gralak B., Goszczyński J., Posłuszny M. A method of genetic identification of pine marten (*Marts martes*) and stone marten (*Martes foina*) and its application to faecal samples // J. Zoology. London. 2006. Vol. 271. P. 140 – 147.
1485. Powell R.A. Mustelid spacing patterns: variations on a theme by Mustela // Zeitschrift Teirpsychologie. 1979. Vol. 50. P. 153 – 165.
1486. Premack D. «Gavagai!» or the future history of the animal language controvercy // Cognition. 1985. Vol. 19. P. 207 – 296.
1487. Psychology: the key concepts / Ed. Graham Richards. NY: Routledge. 2009. 257 p.
1488. Pulliainen E., Heikkinen I. Näädän talvisesta käyttätymisestä metsä – itäosassa // Suomen riista. 1980. Vol. 28. P. 30 – 36.
1489. Purdey D.C., King C.M., Lawrence B. Age structure dispersion and diet of a population of stoats *Mustela erminea* in southern Fiordland during the decline phase of the beechmast cycle // New Zealand Journal of Zoology. 2004. Vol. 31. P. 205 – 225.
1490. Quantitative Methods in the Study of Animal Behavior / B. Hazlett (ed.). Michigan: Acad. Press. Inc. 1977. 232 p.
1491. Quillian M.R. Semantic memory // Minsky M. (Ed.) Semantic information processing. Cambridge, Massachusetts, 1968. P. 239 – 257.
1492. Railsback S.F. Concepts from complex adaptive systems as a framework for individual-based modeling // Ecological Modelling. 2001. Vol. 139. № 1. P. 47 – 62.
1493. Ralls K. Mammalian scent marking // Science. 1971. Vol. 171. P. 443 – 449.
1494. Real L.A., Brown J.H. Foundations of Ecology: Classic papers with Commentaries. Chicago: Univ. of Chicago Press (with the Ecological Society of America), 1991. xiv + 905 p.
1495. Report of the United Conference on Environment and Development at Rio de Janeiro. 1992. Managin Fragile Ecosystems // Combat Desertification and Drought.

Chapter 12. UNCED – http://www.un.org/esa/sustdev/documents/agends21/english/agenda21chapter12.html
1496. Research and Management Techniques for Wildlife and Habitats / Ed. T.A. Bookhout. The Wildlife Society, Bethesda, 1994. 740 p.
1497. Research Techniques in Animal Ecology: Controversies and Consequences / Eds. L. Boitani & T.K. Fuller. N.Y., Columbia Univ. Press, 2000. P. 65 – 100.
1498. Rezendes P. Tracking and the Art of Seeng: How to Read Animal Tracks and Sign. Camden House Publ. NY. 1999. 336 p.
1499. Ritchie E.G., Johnson Ch.N. Predator interactions, masopredator release and biodiversity conservation // Ecology Letters, 2009. Vol. 12 (Sept.) Is. 9. P. 982 – 998.
1500. Robertson Ch. P., Baker Ph. J., Harris S. Ranging behaviour of juvenile red foxes and its implications for management // Acta Theriol. 2000. Vol. 45. № 4. P. 525 – 535.
1501. Robitaille J-F., Aubry K. Occurrence and activity of American martens in relation to roads and other routes // Acta Theriologica. 2000. Vol. 45. P. 137 – 143.
1502. Rosenblatt F. The perceptron: A probabilistic model for information storage and organization in the brain // Psychological Review. 1958. Vol. 65. P. 386 – 408.
1503. Rosellini S., Osorio E., Ruiz-Gonzáles A., Pineiro A., Barja I. Monitoring of small-scale distribution of sympatric European pine martens (*Martes martes*) and stone martens (*Martes foina*): a multividence approach using feacal DNA analysis and camera-traps // Wildl. Res. 2008. Vol. 35. P. 434 – 440.
1504. Rosenow C. The problem of mearning in behaviorism // Amer. J. of Psychology. 1925. Vol. 36. № 2. 253 p.
1505. Rosental R. Experimenter effects in behavioral research. NY. Acad. Press. 1976. 400 p.
1506. Rothschuh K.E. Historische Wurzeln der Vorstellung einer selbsttätigen informationsgesteuerten biologischen Regelung // Nova Acta Leopoldina. 1972. Bd. 37. S. 91 – 106.
1507. Rozenthal G.G., Ryan M. Visual and acoustic communication in non-human animals: A comparison // J. Biosc. 2000. Vol. 25. № 3. P. 285 – 290.
1508. Ruiz-González A., Rubines J., Gomez-Moliner B. A non-invasive genetic method to identify the sympatric mustelids pine marten (*Martes martes*) and stone marten (*Martes foina*): preliminary distribution survey on the northern Iberian Peninsula // Eur. J. Wildl. Res. 2008. Vol. 54. P. 253 – 261.
1509. Sæther B.E., Engen S., Grøtan V. Review: Species diversity and community similarity in fluctuating environments: parametric approaches using Species abundance distributions // Journal of Animal Ecol. 2013 (January). Vol. 82. Is. 4. P. 721 – 738.
1510. Sakarovitch J. Elements of automata theory. Trans. from the French by Reuben Thomas. Cambr. Univ. Press. 2009. 758 p.

1511. Salder D. Reading Nature's Clues: A Guide to the Wild. Peterborough, Ontario: Broadwiew Press, 1987. 245 p.
1512. Sandel M. Movement pattrns of male stoats Mustela erminea during the mating season: difference in relation to social status // Oikos. 1986. Vol. 47. P. 63 – 70.
1513. Schneider E.G. Contrasting visuomotor functions of tectum and cortex in the golden chamster // Psychol. Forschung. 1968. Vol. 31. P. 52 – 62.
1514. Schachter S. The interaction of cognitive and physiological determinants of emotional state // Adv. Exp. Soc. Psychol. 1964. Vol. 1. P. 49 – 80.
1515. Schwarts B., Robbins S.J., Wasswerman E. Psychology of Learning and Behaviour. NY. Norton. 2001. P. 13 – 56.
1516. Sebeok T.A. Perspectives in Zoosemiotics. The Hague: Mouton, 1972. P. 6 – 33.
1517. Sebeok T.A. Contributions to the Doctrine of Signs. Bloomington: Indiana University Press, 1976. P. 149 – 188.
1518. Sebeok T.A. Biosemiotics: Its Roots, Proliferation, and Prospects // Semiotica. 2001. Vol. 134 (1/4). P. 61 – 78.
1519. Seitz A. Die Paarbildung bei einigen Cichliden // Z. Tierpsychol. 1943. Vol. 5. P. 74 – 101.
1520. Seligman M.E.P. Helplessness. On Depression, Development and Death. 2nd ed. New York. W.H. Freeman & Company. 1991. 250 p.
1521. Selva N., Jędrzejewska E., Jędrzejewski W., Wajrah A. Factors affecting carcass use by a guide of scavengers in European temperate woodland // Canadian J. of Zoology. 2005. Vol. 83. № 13. P. 1555 – 1581.
1522. Seton E.T. Life histories of northern animals. London: Constable. Vol. 1, 1909. 677 p. Vol. 2, 1910. 1267 p.
1523. Seton E.T. The Arctic Prairies. 1912. Vol. XVI. № 1. P. 1 – 415.
1524. Seton E.T. Animal Tracks and Hunter Sings. NY. Doubleday. 1958. 290 p.
1525. Sevbak S. The effect of information load, emotional load and motivational state upon tonik physiological activation // Advances in the Biosciences. 1983. Vol. 42. Oxford Pergamon Press. P. 61 – 73.
1526. Shadlen M.N., Britten K.H., Newsome W.T., Movshon, J.A. A Computational Analysis of the Relationship between Neuronal and Behavioral Responses to Visual Motion // J. of Neuroscience. 1996. Vol. 16. P. 1486 – 1510.
1527. Shannon C. E. A mathematical theory of communication // The Bell System Technical J. 1948. Vol. 27. P. 379 – 423, 623 – 656.
1528. Shannon C., Weaver W. The Mathematical Theory of Communication. Urbana: Univ. of Illinois Press. 1963.
1529. Shelford V.E. Animal communities in temperate America. 1937. 368 p.
1530. Sherrington Ch. S. The Integrative Action of the Nervous System, Cambridg, 1906; New Haven, Yale University Press. Reprinted 1947.

1531. Shilov I.A. Population Ecology and Ecophysiology // Sov. Sci. Rev. F. Gen. Biol. 1988. Vol. 3. P. 1 – 60.
1532. Schleidt W.M., Shalter M.D. Co-evolution of Human and Canids // Evolution and Cognition. Vienna: Publ. by Konrad Lorenz Institut, Vienna Univ. Press. 2003. Vol. 9. № 1. P. 57 – 72.
1533. Shrader-Frechette K.S., McCoy E.D. Method in Ecology: Strategies for Conservation. Cambridge (UK): Cambridge Univ. Press. 1993. 328 p.
1534. Shurin J., Gergel S., Kaufman D., Post D., Seabloom E., Williams J. In defense of ecology // The Scientist. 2001. Vol. 15. P. 6 – 7.
1535. Singer J.A., Salovey P. The remembered self. Emotion and memory in personality. N.Y., 1993. P. 1256 – 1269.
1536. Sidorovich V., Krasko D., Dyman A. Landscape-relates differences in diet, food supply and distribution pattern of pine marten, *Martes martes* in the transitional mixed forest of northen Belarus // Folia Zool., 2005. № 54 (1 – 2). P. 39 – 52.
1537. Sidorovich V., Krasko D., Sidorovich A., Solovej I., Dyman A. The pine martens *Martes martes* ecological niche and its relationships with other vertebrate predators in the transitional mixed forest ecosystems of Northern Belarus // M. Santos-Reis, J.D.S. Birks, E.C. O'Doherty, G. Proulx, (eds). Martes in Carnivore Communities. 2006. Alpha Wildlife Publications, Sherwood Park, Alberta, Canada. P. 107 – 124.
1538. Sidorovich V.E., Polozov A.G., Solovej I.A. Niche separation between the weasel *Mustela nivalis* and the stoat *Mustela erminea* in Belarus. // Wildlife Biology 14(2). 2008. P. 199 – 210.
1539. Sidorovich V., Sidorovich A., Krasko D. Effect of felling on red fox and pine marten diets in transitional mixed forest in Belarus // Mammalian Biol., 2010. Vol. 5. P. 401 – 411.
1540. Simpkins S. Critical Semiotics, 1996. http://www.chass.utoronto.ca/eps/srb/cyber/simout.html
1541. Simpson E.M. Measurment of diversity // Nature (London). 1949. Vol. 163. № 4148. P. 668.
1542. Sinclair A.R.E., Fryxel E.H., Caugfley G. Wildlife ecology, conservation, and management. Blackwell. 2006. 488 p.
1543. Skinner B.F. The Behavior of Organisms: an Experimental Analysis, Appleton-Century-Crofts. NY, 1938. 591 p.
1544. Skinner B.F. Operant Behaviour // W.K. Honig. Operant Behaviour. Appleton-Century Crofts, NY, 1966. P. 1249 – 1262.
1545. Smith J. Maynard. Evolution and the Theory of Games. Cambridge Univ. Press, 1982. 234 p.
1546. Smith J. The concept of information in biology. Philosophy of Science. 2000. Vol. 67. P. 177 – 194.

1547. Slobodkin L.B. Prudent predation does not require group selection // American Naturalist. 1974. Vol. 108. P. 665 – 678.
1548. Smale S. Differentiable dynamical systems // Bull. Amer. Math. Soc. 1967. Vol. 73. № 6. P. 747 – 817.
1549. Sokolov E.N. Neuronal models and the orienting reflex // The Central Nervous System and Behavior. Ed. M. Brazier, Macy Foundation, 1960. New York. P. 187 – 276.
1550. Spuge J.L. Increasing stability with complexity in a system composed of unstable subsystems // J. Math. Anal. And Appl. 1986. Vol. 118. № 2. P. 502 – 518.
1551. Stabdler M.A., French P.A. Handbook in Implict Learning. Sage Publication: Thousand Oaks. 1998. 361 p.
1552. Stanley-Jones D., Stanley-Jones K. Kybernetics of Natural Systems. A Study of Patterns of Control. London: Pergamon Press, 1960. 145 p.
1553. Stegmann U.E. Preface. Introduction: A primer on information and influence in animal communication // Animal communication theory. Information and Influence / Ed. U.E. Stegmann. Cambrige, NY, Melbourne, Madrid. Cambrige Univ. Press. 2013. Pp. ix – x, 1 – 42.
1554. Stewart P.D., MacDonald D.W., Newman Ch., Tattersall F.H. Behavioural mechanisms of information transmission and reception by badger, *Males males*, at latrines // Animal Behaviour. 2002 (May). Vol. 63. Is. 63. P. 999 – 1007.
1555. Storm G.L., Andrews R.D., Phillips R.L., Bishop R., Siniff D., Tester B. Morphology, Reproduction, Dispersal and Mortality of Midwestern Red Fox Populations // Wildlife Monographs. 1976. Vol. 49. P. 1 – 82.
1556. Swait J., Marley A.A.J. Probabilistic choice (models) as a result of balancing multiple goals // J. of Math. Psychology. 2013. Vol. 57. P. 1–14.
1557. Symstad A.J., Chappin F.S., Wall D.H., Gross K.L., Huenneke L.F., Mittelbach G.G., Peters D.P.C., Tilman G.D. Long-term and large-scale Perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning // BioScience. 2003. Vol. 53. P. 89 – 98.
1558. System Analysis of Biological Processes: 2nd Ebernburger Working Conference / Ed. Möller D. Braunschweig: Vieweg. 1987.
1559. Tansley A.G. The use and abuse of vegetational concepts and terms // Ecology. 1935. Vol. 16. P. 284 – 307.
1560. Terborgh J., Estes J.A. Trophic cascades: predators, prey and the changing dynamics of nature. Island Press. Washington. 2010. 488 p.
1561. Teuber H.-L. Perception // Handbook of physiology. Sec. 1. «Neurophysiology». Vol. 3. Washington. 1960. P. 1602.
1562. Thompson I.D., Colgan P.W. Prey choice by marten during a decline in prey abundance // Oecologia. 1990. Vol. 83. № 4. P. 443 – 451.
1563. Thorpe W.H. Learning and instinct in animals. London: Methuen and Co. LTD. 1963. 558 p.

1564. Thorpe W.H., Zangwill O.L. Current Problems in Animal Behavior. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1961. 360 p.
1565. Thorndike E.L. Animal intelligence: an experimental study of the associative processes in animals // Psychol. Rev. Monog.. Suppl. 1898. Vol 2. P. 3 – 16.
1566. Tietz S., Wild M. Denken Tiere? // Information Philosophie. 2006. Bd. 34/4. S. 14 – 26.
1567. Tinbergen N. The Hierarhial organization of Nervous Mechanisms underlying Instinctive Behavior. Physiol. Mechanizms in animal behaviour. Symp. Soc. Exp. Biol. Cambridge, 1950. Vol. IV. P. 305 – 312.
1568. Tinbergen N. The Study of Instinct. Oxford, Oxford Univ. Press. 1951, 1955. 228 p.
1569. Tinbergen N. On Aims and Methods of Ethology // Zeitschrift fur Tierpsychologie. 1963. Bd. 20. S. 410 – 433.
1570. Tinbergen N. Food hoarding by foxes // The animal in its world, exploration of an ethologist 1932 – 1972. 1972. Vol. 1. P. 315 – 328.
1571. Tolman E.C. Purpose and cognition: the determiners of animal learning // Psychological Review, 1925. Vol. 32. P. 285 – 297.
1572. Tolman E.C. Purposive behavior in animals and man. NY, London: The Century Co, 1932. P. 3 – 26.
1573. Tolman E.C. A stimulus-expectancy needcathexis psychology // Science. 1945. Vol. 101. P. 160 – 166.
1574. Turney P., Whitley D., Anderson R. Evolution, Learning and Instinct: 100 Years of the Baldwin Effect // Evolutionary Computation (Special Issue on the Baldwin Effect). 1996. Vol. 3. P. iv – viii.
1575. Uexkull J. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin: Springer. 1909. 259 S.
1576. Uexkull J. A stroll through the worlds of animals and men: A picture book of invisible worlds // Instinctive Behavior. Ed. By C.H. Schiller. N.Y. International Universities Press. 1957. P. 5 – 80.
1577. Uexkull J. An Introduction to Umwelt // Semiotica. 2001. Vol. 134 (1/4). P. 107 – 110.
1578. Ulanowicz R.E. Growth and development. Ecosystems Phenomenology. San Jose. CA. Excell Press. 2000. 232 p.
1579. Ulanowicza E., Goernerb S., Lietaerc B., Gomezd R. Quantifying sustainability: Resilience, efficiency and the return of information theory // Ecological Complexity, 2009. Vol. 6. № 1. P. 27 – 36.
1580. Vauclair J. Animal Cognition. An Introduction to Modern Comparative Psychology. Harvard University Press. Cambridge. Mass. 1996. xiv + 206 p.
1581. Velichkovsky B.M. Heterarchy of cognition: The depths and the highs of a framework for memory research // Memory. 2002. Vol. 10 (5/6). P. 405 – 419.

1582. Vladimirova E.J. Sign Activity of Mammals as Means of Ecological Adaptation // Sign Systems Studies. Tartu: Tartu Univ. Press. 2009. Vol. 37 (3/4). P. 614 – 636.
1583. Vladimirova E.J. Specific Functional Forms of Behavior in Pine Martens (*Martes martes*) (based on snow tracking data) // Russian Journal of Theriology, 2011. Vol. 2. P. 47 – 58.
1584. Vladimirova E., Mozgovoy J. Sign Field Theory and Tracking Techniques Used in Studies of Small Carnivorous Mammals // Evolution and Cognition. Vienna: Publ. by Konrad Lorenz Institut, Vienna Univ. Press. 2003. Vol. 9. № 1. P. 73 – 89.
1585. Vogt, K.A., Gordon, J.C., Wargo, J.P., Vogt, D.J., Asbjorsen, H., Palmiotto, P.A., Clark, H.J., O'Hara, J.L., Keeton, W.S., Patel-Weynand, T. Ecosystems: Balancing Science with Management. Ed. by K.A. Vogt. Spring –Verlag, New York, 1997. 470 p.
1586. Vonk J., Beren M.L. Bears ‘count’ too: quantity estimation and comprasion in black bears, *Ursus americanus* // Animal Behaviour. 2012 (July). Vol. 84. № 1. P. 231 – 238.
1587. Voronin L.G. Some results of comparative-physiological investigations of higher nervous activity // Psychol. Bull., 1962. Vol. 59. P. 161 – 195.
1588. Vos A., Wensel U. The Sex Ratio of the Red Fox *(Vulpes vulpes);* an Adaptative Selection? // Lutra. 2001. Vol. 44. № 1. P. 15 – 22.
1589. Warren H.C. Mechanism and teleology in psychology // Psychol. review. 1925. Vol. 32. P. 266.
1590. Watt K.E.F. Dynamics of populations: a synthesis // Boer P.J., Gradwell G.R. Dynamics of Populations. 1971. P. 568 – 580.
1591. Watson J.B. The behaviour of noddy and sooty terns // Publ. Carnegie Inst., 1908. Vol. 103. P. 189 – 255.
1592. Watson J.B. Psychology as the Behaviorism views it // Psychol. Review, 1913. Vol. XX. P. 158 – 177.
1593. Watson J.B. Behaviorism / J.B. Watson. NY: Norton. 1930. P. 26.
1594. Watson J.B., MacDougall W. The battle of behaviorism. NY: Norton. 1929. P. 11.
1595. Weber B.H. Implications of the application of complex systems theory to ecosystems // Geyer F. (ed.) The Cybernetics of Complex Systems. Intersystems Publications, Salinas, CA, 1991. P. 21 – 30.
1596. Weber B.H., Depew D.J., Smith J.D. Entropy, Information, and Evolution. New Perspectives on Physical and Biological Evolution / Ed. J.D. Smith. MIT Press, Cambrige, Mass. 1988. 318 p.
1597. Wells D.L., Hepper P.G. Prenatal olfactory learning in the domestic dog // Animal Behaviour. 2006 (Sept.). Vol. 72. № 3. P. 681 – 686.
1598. Weiner J. On practice of ecology // J. of Ecology. 1995. Vol. 83. P. 153 – 158.

1599. Weiss A.P. Behaviorism and behavior // Psychol. review. 1924. Vol. 31. № 31. P. 40.
1600. Wessels T. Reading the Forested Landscape: A Natural History of New England. Woodstock, VT: Countryman Press. 1997. 200 p.
1601. Wertheimer M. Untersuchungen zur Lehre von der Gestalt // Psychol. Forsch. 1923. Bd. 4. S. 301 – 350.
1602. White P., Kreeger T., Seal U., Tester J. The Pathological Responses of Red Foxes to Capture in Foothold Traps and Box Traps // U.S. Geological Survey. Ed.: Northern Prairie Wildlife Research Center. Minnesota Univ. Minneapolis, 1998. P. 167–169.
1603. Whishaw I.Q., Hines D.J., Wallace D.G. Dead reckoning (path integration) requires the hippocampal formation: evidence from spontaneous exploration and spatial learning task in light (allothethic) and dark (idiothetic) tests // Behavioural Brain Research. 2001. Vol. 127. P. 49 – 69.
1604. Whitfield J. Behavioral ecology: Nosy neighbours // Nature, 2002. Vol. 419 (19 Sept. 2002). P. 242 – 243.
1605. Whitaker J. The Audubon Society Field Guide to North American Mammals. NY: Alfred A. Knopf. 1996. 942 p.
1606. Whittaker R.H. Evolution and measurement of species diversity // Taxon. 1972. Vol. 2. P. 213 – 251.
1607. Whittaker R.H., Levin S.A., Root R.B. Niche, Habitat and Ecotype // American Nat. 1973. № 107 (955). P. 321–338.
1608. Wiener N. Cybernetics or Control and Communication in the Animal and the Mashine. Paris: Hermann & Cie, Camb. Mass.: MIT, 1948. 194 p.
1609. Wilcove D.S., Eisner T. The impending extinction of natural history // Chronicle of Higher Education. 2000. 5 Sept. P. B – 24.
1610. Wilson E.O. Sociobiology: The New Synthesis. Cambridge: Harvard University Press, 1975. 697 p.
1611. Wilson E.O. Chemical Communication // Science. 11 Feb. 1977. P. 569 – 570.
1612. Wilson E.O. The current state of biological diversity // Biodiversity / Ed. Wilson E.O. National Academy Press, Washington, D.C. 1988. P. 3 – 18.
1613. With K. The theory of conservation biology // Conservation Biology. 1997. Vol. 11. P. 1436 – 1440.
1614. Woods J.G., Paetkau D., Lewis D., McLellan B., Proctor M., Strobeck C. Genetic tagging of free-ranging and brown bears // Wildl. Soc. Bull. 1999. Vol. 27. P. 616 – 627.
1615. Yerkes R.M. Animal psychology // Journal of Phil. Psychol. Sci. Meth. 1905. Vol. 2. P. 141 – 149.
1616. Yerkes R.M. The intelligence of earthworms // Journal of Animal Behavior, 1912. № 2. – P. 332 – 352.

1617. Young J.B. Movement patterns of two New Zealand mustelids: implications for predator pest management. Linkoln. 1998. P. 10 – 13.
1618. Young W.C. Sex and Internal Secretion, Williams and Wilkins, Baltimore, 1961. P. 449 – 496.
1619. Zielinski W.J., Spencer W.D., Barrett R.H. Relationship between food habits and activity patterns of pine martens // Journal of Mammalogy. 1983. Vol. 64. № 3. P. 387 – 395.
1620. Zielinski W.J., Kucera T.E. (Eds.). American marten, fisher, lynx and wolverine: survey methods for their detection. California, USA. Albany, USDA Forest Service, PSW-GTR-157, Pacific Southwest Research Station. 1995. 163 p.
1621. Zub K., Szafrańska P.A., Konarzewski M., Speakman J. Effect of energetic constraints on distribution and winter survival of weasel males // Journal of Animal Ecology. 2010. Vol. 80. № 1. P. 259 – 269.

Научное издание

Владимирова Элина Джоновна

ИНФОРМАЦИОННЫЕ АСПЕКТЫ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЙ ХИЩНЫХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ
СО СРЕДОЙ ОБИТАНИЯ
(МЕТОДОЛОГИЯ И ИССЛЕДОВАНИЕ)

Монография

Подписано в печать 09.09.2014
Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. Уч.-изд. л.
Тираж 500 экз. Заказ №

Издательство Самарского научного центра РАН
443001, г. Самара, Студенческий пер., 3а
тел.: (846) 340-06-20

Отпечатано в типографии АНО «Издательство СНЦ РАН»
443001, г. Самара, Студенческий пер., 3А
тел.: (846) 242-37-07